

PUBLICATIONS DE L'UNIVERSITÉ DE NANCY
COLLECTION DES THÈSES DE LA FACULTÉ DES SCIENCES
— SCIENCES NATURELLES —

PREMIÈRE THÈSE

**BIOLOGIE SEXUELLE ET FORMATIONS ENDOCRINES
DE *CAMPODEA REMYI* DENIS (DIPLOURES CAMPODÉIDÉS)**

DEUXIÈME THÈSE

**LES GLANDES EXOCRINES CÉPHALIQUES
DE *CAMPODEA REMYI* DENIS**

Présentées à la Faculté des Sciences de l'Université de Nancy

pour obtenir le grade de Docteur ès Sciences Naturelles

PAR

Camille BARETH

Maître-Assistant agrégé

Soutenues le 6 juin 1968 devant la Commission d'examen

JURY : MM. B. CONDÉ	<i>Président</i>
F. STEPHAN	} <i>Examineurs</i>
M. VUILLAUME	
C. JUBERTHIE	
M ^{me} L. JUBERTHIE-JUPEAU	<i>Invitée</i>

PARIS
GAUTHIER-VILLARS, Éditeur
1968

PUBLICATIONS DE L'UNIVERSITÉ DE NANCY
COLLECTION DES THÈSES DE LA FACULTÉ DES SCIENCES
— SCIENCES NATURELLES —

PREMIÈRE THÈSE

**BIOLOGIE SEXUELLE ET FORMATIONS ENDOCRINES
DE *CAMPODEA REMYI* DENIS (DIPLOURES CAMPODÉIDÉS)**

DEUXIÈME THÈSE

**LES GLANDES EXOCRINES CÉPHALIQUES
DE *CAMPODEA REMYI* DENIS**

Présentées à la Faculté des Sciences de l'Université de Nancy

pour obtenir le grade de Docteur ès Sciences Naturelles

PAR

Camille BARETH

Maître-Assistant agrégé

Soutenues le 6 juin 1968 devant la Commission d'examen

JURY : MM. B. CONDÉ	<i>Président</i>
F. STEPHAN	} <i>Examineurs</i>
M. VUILLAUME	
C. JUBERTHIE	
M ^{me} L. JUBERTHIE-JUPEAU	<i>Invitée</i>

PARIS
GAUTHIER-VILLARS, Éditeur
1968

*Cet exemplaire est imprimé à des fins particulières
et ne peut en aucun cas être vendu*



FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE NANCY

ANNÉE SCOLAIRE 1967-1968

Doyen : M. AUBRY

Assesseur : M. GAY

Doyens honoraires : MM. CORNUBERT, DELSARTE, ROUBAULT.

Professeurs honoraires : MM. RAYBAUD, LAFFITTE, LERAY, JULY, LAPORTE, EICHHORN, GODEMENT, DUBREUIL, L. SCHWARTZ, DIEUDONNÉ, DE MALLEMANN, LONGCHAMBON, LETORT, DODE, GAUTHIER, GOUDET, OLMER, CORNUBERT, CHAPELLE, GUÉRIN, WAHL.

Maîtres de conférences honoraires : MM. LIENHART, PIERRET.

Professeurs :

MM. DELSARTE ...	Analyse supérieure	HADNI	Physique.
ROUBAULT ..	Géologie.	* BASTICK	Chimie.
CAPELLE	Mécanique rationnelle.	DUCHAUFOUR ..	Pédologie.
VEILLET	Biologie animale.	GARNIER ...	Agronomie.
BARRIOL	Chimie théorique.	NEEL	Chimie org. ind.
BIZETTE	Physique.	BERNARD ...	Géologie appliquée.
GUILLIEN ...	Electronique.	* CHAMPIER ..	Physique.
LEGRAS	Mécanique rationnelle.	* GAY	Chimie biologique.
BOLFA	Minéralogie.	STEPHAN	Zoologie.
NICLAUSE ...	Chimie.	* CONDÉ	Zoologie.
FAIVRE	Physique appliquée.	* WERNER	Botanique.
AUBRY	Chimie minérale.	EYMARD	Calcul différentiel et intégral.
COPPENS	Radiogéologie.	LEVISALLES ..	Chimie organique.
DUVAL	Chimie.	M ^{me} HERVÉ	Méthodes mathématiques de la physique.
FRUHLING ...	Physique.	MM. FELDEN	Physique.
HILLY	Géologie.	* GOSSE	Mécanique physique.
LE GOFF	Génie chimique.	* DAVOINE	Phys. (E.N.S.M.I.M.).
SUHNER	Physique expérim.	HORN	Physique 1 ^{er} cycle.
CHAPON	Chimie biologique.	* ROCCI	Géologie.
HÉROLD	Chimie minérale ind.	* M ^{me} LUMER	Mathématiques.
SCHWARTZ ..	Exploitation minière.	N...	Chimie biologique.
* MALAPRADE ..	Chimie.	N...	Mécanique appliquée.
MANGENOT ..	Botanique.	N...	Chimie physique.
GAYET	Physiologie.		

* Professeur titulaire à titre personnel.

Maîtres de conférences :

M ^{me} BASTICK	Chimie P.C. Epinal.	JOZEFOWICZ .	Physico-chimie.
MM. GUDEFIN	Physique.	JURAIN	Géologie C.B.G.
VUILLAUME ..	Psychophysiologie.	RIVAIL	Chimie appliquée (C.U.C.E.S.).
FRENTZ	Biologie animale.	VILLERMAUX .	Génie chimique.
MARI	Chimie (I.S.I.N.).	METCHE	Biochimie appliquée (Brasserie).
AUROUZE ...	Géologie.	PAIR	Mathématiques appl.
DEVOT	Physique du solide.	BAUMANN ...	Physique 1 ^{er} cycle.
FLÉCHON	Physique P.C.	DURAND	Physique.
M ^{lle} HUET	Mathématiques C.B.G.	GRANGE	Physique (I.S.I.N.).
MM. VIGNES	Métallurgie.	N... ..	Mécanique des fluides (I.S.I.N.).
BALESDENT ..	Thermodynamique chi- mique appliquée (E.N.S.I.C.).	N... ..	Mécanique (I.S.I.N.).
BLAZY	Minéralogie appliquée (E.N.S.G.).	N... ..	Probabilités et statis- tiques.
JANOT	Physique P.C. Epinal.	N... ..	Mathématiques.
JACQUIN	Pédologie et chimie agricoles.	N... ..	Mathématiques P.C.
MAINARD	Physique M.P.	N... ..	Mathématiques C.B.G.
CACHAN	Entomologie appliquée (E.N.S.A.).	N... ..	Physiologie animale.
MARTIN	Chimie P.C.	N... ..	Mathématiques M.P.
PAULMIER ..	Mécanique expérim.	N... ..	Exploitation minière (E.N.S.M.I.M.).
PROTAS	Minéralogie.		

AVANT-PROPOS

C'est à mon premier Maître, M. le Professeur REMY, dont je ne puis malheureusement qu'honorer la mémoire, que je dois mon orientation vers la recherche scientifique. La qualité de son enseignement, la précision minutieuse de ses remarquables travaux ont décidé de ma carrière.

Je suis heureux d'exprimer ma profonde gratitude à M. le Professeur CONDÉ qui m'a proposé un sujet de recherche dont l'intérêt n'a cessé de croître au cours des années. Je le remercie très sincèrement pour l'attention constante qu'il a portée à mes travaux et le soin particulier qu'il attachait à l'élaboration de mes publications. Sa connaissance étendue des Diplômes et les riches collections qu'il a réunies m'ont été d'un grand secours.

Je remercie très vivement M. le Professeur VANDEL, Membre de l'Institut, de m'avoir accueilli dans son Laboratoire de Moulis et d'avoir accepté avec bienveillance la charge de présenter mes notes à l'Académie.

Je tiens également à témoigner ma vive gratitude à M. le Professeur DELAMARE DEBOUTTEVILLE. En proposant spontanément de publier ma thèse dans la Revue qu'il dirige et en acceptant de la juger, il m'a plus que démontré l'intérêt qu'il porte à mon travail.

J'exprime également ma chaleureuse reconnaissance à M. et M^{me} JUBERTHE. L'accueil sympathique qu'ils m'ont toujours réservé, l'aide scientifique avisée qu'ils m'ont prodiguée de nombreuses fois, leurs encouragements constants ont été pour moi un soutien de tous les instants.

Je remercie aussi et très sincèrement M. le Professeur STEPHAN pour ses conseils et ses judicieuses remarques et pour sa participation à ce jury.

J'adresse enfin mes vifs remerciements à ma famille, à mes collaborateurs et collègues qui ont participé, si modestement soit-il, à la réalisation de ce travail.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41555002_0003

SOMMAIRE

INTRODUCTION	303
Récoltes, élevages, techniques histologiques	305
Liste des espèces citées	307

CHAPITRE PREMIER

CARACTÈRES SEXUELS SECONDAIRES	309
I. GÉNÉRALITÉS	309
II. CARACTÈRES SEXUELS DU PREMIER UROSTERNITE	310
A) <i>Poils glandulaires de la marge postérieure</i>	311
1) Localisation	311
2) Forme et structure des poils	311
3) Poils glandulaires des ♀	311
a) <i>Campodea (C.) franzi</i> Condé	312
b) <i>Lepidocampa (L.) giffardi</i> Silvestri	312
4) Développement des champs glandulaires au cours de la croissance	313
5) Discussion	313
B) <i>Glandes des poils sécréteurs</i>	314
1) Histologie chez <i>C. remyi</i>	314
a) Portions apicale et intermédiaire	316
b) Réservoir	316
2) Variations interspécifiques	316
a) <i>C. kervillei</i>	316
b) <i>C. (P.) suenisoni</i>	317
c) <i>C. chardardi</i>	317
d) <i>C. (P.) ribauti</i>	317

e) <i>C. lubbocki</i>	317
f) <i>C. pieltaini</i>	317
C) Cycle saisonnier des poils glandulaires	317
1) Dans la nature	319
a) Description du biotope	319
b) Observation du phénomène	319
c) Durée de l'intermue en fonction de la température	322
α) Individus témoins	322
β) Individus dans leur biotope naturel	323
2) En élevage	323
a) Jeûne	323
b) Élevage à température constante	323
α) 10-12°	324
β) 20-22°	324
c) Conclusion	325
D) Cycle saisonnier des glandes annexées aux poils	325
E) La disparition des champs glandulaires n'entraîne pas un retour à l'état juvénile	328
F) Données actuelles sur la régression des champs glandulaires dans le groupe	328
G) Comparaison avec la périodomorphose des Diplopedes Iulides ..	329
H) Comparaison avec l'écomorphose	331
I) Poils grêles non sécréteurs	332
III. CARACTÈRES SEXUELS DES APPENDICES	333
A) Forme	333
B) Poils glandulaires a_1 et a_2	333
C) Histologie des glandes annexées aux poils	334
1) Glandes des poils a_1	334
a) <i>C. remyi</i>	334
b) Variations interspécifiques	336
2) Glandes des poils a_2	336
a) <i>C. remyi</i>	336
b) Variations interspécifiques	336
D) Cycle saisonnier des phanères et de leurs glandes	338
1) Phanères et glandes a_1	338
2) Phanères et glandes a_2	338
a) <i>C. remyi</i>	338
b) Autres espèces	338

E) <i>Ablation des appendices</i>	339
IV. CARACTÈRES SEXUELS DU HUITIÈME UROSTERNITE	339
V. RÉSUMÉ DU PREMIER CHAPITRE	342

CHAPITRE II

TRACTUS GÉNITAL ET SPERMATOGENÈSE	345
I. STRUCTURE	345
A) <i>Structure d'ensemble</i>	345
B) <i>Canaux déférents</i>	346
C) <i>Canal éjaculateur</i>	346
D) <i>Tubercule génital</i>	348
E) <i>Glandes annexes</i>	349
1) <i>Topographie</i>	349
2) <i>Histologie</i>	349
3) <i>Rôle</i>	350
4) <i>Cycle d'évolution</i>	351
II. CYCLE ANNUEL DES TESTICULES	351
A) <i>Phase de repos</i>	351
1) <i>Fin de période d'émission des spermatophores</i>	351
2) <i>Multiplication lente des spermatogonies</i>	353
B) <i>Phase d'activité (spermatogenèse)</i>	353
1) <i>Première génération de spermatozoïdes</i>	353
2) <i>Évolution de la deuxième génération de spermatozoïdes</i>	355
III. GENÈSE DES FAISCEAUX DE SPERMATOZOÏDES	355
A) <i>Techniques</i>	355
B) <i>Stades en touffes</i>	356
C) <i>Émission des prolongements cytoplasmiques</i>	360
D) <i>Apparition du filament axial</i>	362
E) <i>Structure du filament terminé</i>	364
F) <i>Enroulement des faisceaux</i>	364
G) <i>Maturation des faisceaux</i>	367
H) <i>Rôle des cellules de la paroi testiculaire</i>	368
I) <i>Matériaux d'origine du filament spiralé</i>	369
1) <i>Première hypothèse</i>	369

2) Deuxième hypothèse	369
3) Troisième hypothèse	369
4) Conclusion	370
IV. SPERMATOPHORES	370
A) <i>Gouttelette spermatique</i>	371
1) Dimensions	371
2) Structure microscopique	372
3) Spermatozoïdes	373
B) <i>Pédoncule</i>	373
C) <i>Dépôt des spermatophores</i>	373
1) Émission	373
2) Fréquence d'émission	374
3) Histolyse des faisceaux de spermatozoïdes	375
V. ÉTUDE COMPARATIVE DES SPERMATOPHORES CHEZ LES CAMPODÉIDÉS	377
A) <i>Gouttelette spermatique</i>	378
1) Dimension et structure	378
2) Nombre de faisceaux	378
3) Diamètre et épaisseur des faisceaux	379
4) Filament spiralé	380
5) Rôle du filament spiralé	382
6) Valeur taxonomique et phylétique du filament	383
7) Spermatozoïdes	384
B) <i>Pédoncule</i>	385
C) <i>Émission</i>	386
D) <i>Comparaison avec les spermatophores de différents groupes</i>	386
1) Symphytes	386
2) Collemboles	386
3) Acariens	387
4) Pseudoscorpions, Scorpions, Uropyges	387
E) <i>Prise du spermatophore par la ♀</i>	387
VI. RÉSUMÉ DU DEUXIÈME CHAPITRE	388

CHAPITRE III

NEUROSÉCRÉTION ET GLANDES ENDOCRINES	389
I. ANATOMIE SUCCINCTE DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL	389
A) <i>Cerveau</i>	390

1) Protocérébron	390
2) Deutocérébron	392
3) Tritocérébron	392
B) <i>Ganglion sous-œsophagien et chaîne nerveuse ventrale</i>	392
II. NEUROSECRETION CEREBRALE ET ORGANES NEUROHEMAUX	392
A) <i>Cellules neurosécrétrices des lobes nucaux</i>	393
1) Cellules A	393
2) Cellules B ou cellules phloxinophiles	394
3) Cellules bleu-vert	394
4) Cellules gris-bleu	395
B) <i>Connexion des cellules neurosécrétrices nucales</i>	395
C) <i>Cellules neurosécrétrices des lobes latéraux</i>	395
D) <i>Connexion des cellules neurosécrétrices latérales</i>	396
E) <i>Cycle des cellules neurosécrétrices nucales et latérales</i>	397
F) <i>Cellules neurosécrétrices protocérébrales chez les Aptérygotes</i> ..	397
G) <i>Organes neurohémaux</i>	397
H) <i>Comparaison avec les autres Aptérygotes</i>	400
I) <i>Cellules neurosécrétrices deutocérébrales</i>	400
J) <i>Cellules neurosécrétrices tritocérébrales</i>	401
1) Localisation et structure	401
2) Cycle sécrétoire	401
III. NEUROSECRETION DANS LA CHAÎNE NERVEUSE VENTRALE	403
A) <i>Ganglion sous-œsophagien</i>	403
1) Cellules dorsales	403
2) Cellules ventrales	406
B) <i>Ganglions thoraciques</i>	406
C) <i>Ganglions abdominaux</i>	406
IV. CORPORA ALLATA	408
A) <i>Structure</i>	408
B) <i>Cycle</i>	409
C) <i>Comparaison avec les autres Aptérygotes</i>	410

V. GLANDE DE MUE	410
A) <i>Localisation et structure</i>	411
B) <i>Cycle sécrétoire</i>	412
C) <i>Discussion</i>	413
VI. RÉSUMÉ DU TROISIÈME CHAPITRE	414
RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS	415
ZUSAMMENFASSUNG	418
SUMMARY	418
BIBLIOGRAPHIE	421

Biologie sexuelle et formations endocrines de *Campodea remyi* Denis (Diploures Campodéidés)

PAR

Camille BARETH

INTRODUCTION

En 1842, WESTWOOD décrivait le genre *Campodea*, type d'une nouvelle famille d'Insectes qui sera fondée par MEINERT en 1865. Depuis, le nombre d'espèces de Campodéidés, décrites de toutes les parties du monde, n'a cessé de s'accroître et cette famille compte actuellement plusieurs centaines de formes réparties, selon les auteurs, en 3 ou 5 sous-familles : *Lepidocampinae*, *Hemicampinae*, *Campodeinae* (CONDÉ, 1956), *Plusiocampinae*, *Syncampinae* (PACLT, 1957). SILVESTRI (1898-1950), DENIS (depuis 1923) et plus récemment CONDÉ (depuis 1946) ont défini les critères qui permettent de classer les formes et d'établir une systématique cohérente.

En revanche, les données biologiques et anatomiques relatives à ce groupe n'ont pas pris le même essor. NASSONOV (1887) et GRASSI (1888) apportent les premiers éléments d'anatomie interne, et UZEL (1898) fait connaître la ponte et le développement embryonnaire. MARTEN (1940) fait le point des connaissances acquises sur l'anatomie interne de ces Insectes en améliorant les descriptions de ses prédécesseurs, mais sans approfondir aucun point particulier. SCHALLER (1954) découvre la fécondation indirecte par spermatophores chez *C. remyi*. ORELLI (1956) apporte des faits nouveaux sur l'émission des spermatophores, la ponte, l'éclosion et le développement post-embryonnaire. Citons encore les travaux de BITSCH (1952) sur le labium, GEORGES (1963) sur les glandes céphaliques de *Campodea* et SCHLIWA (1965) sur l'appareil génital du même genre.

Je me suis proposé d'étudier plus spécialement certains aspects de la biologie sexuelle de *Campodea remyi* Denis, en particulier l'évolution des caractères sexuels secondaires, le cycle annuel du testicule et le système endocrine de ces Insectes, encore à peine connu et dont le rôle doit être important au niveau des phénomènes étudiés.

Dans une première partie, j'envisage les caractères sexuels secondaires au point de vue anatomique et histologique. L'intérêt de cette question s'est considérablement renforcé dès l'instant où j'ai constaté, à la suite d'observations faites dans mes élevages et dans la nature, que certains de ces caractères (glandes et poils creux correspondants de l'urosternite I et des appendices) régressaient périodiquement. L'étude de ce phénomène, nouveau chez les Insectes, mais pouvant évoquer la périodomorphose de certains Myriapodes, m'a conduit à préciser l'action de certains facteurs externes sur les modifications de ces variants sexuels et à retracer l'évolution cyclique des glandes des phanères en fonction des différentes étapes de la spermatogenèse. Les méthodes d'ablation et d'implantation d'organes endocrines n'ayant pas encore pu être appliquées à ces fragiles animaux, les recherches sur le rôle des facteurs internes sont réduites à des hypothèses.

Dans une seconde partie, je redécris la structure de l'appareil génital ♂ et j'analyse le cycle annuel des testicules en insistant sur les différentes phases de la genèse du filament spiralé qui accompagne chaque faisceau de spermatozoïdes et qui est hautement caractéristique des Campodéidés. Il était d'autre part important de savoir si ce filament est identique chez toutes les espèces, ou, si au contraire, des différences de taille ou de forme permettaient de caractériser chaque espèce et d'établir des relations phylétiques. Cette étude allait de pair avec celle des spermatophores et l'examen du contenu des gouttelettes spermatiques d'une quinzaine d'espèces a montré de larges variations dans la forme du filament, la taille des faisceaux et leur nombre.

Dans une dernière partie, j'ai décrit les glandes endocrines qui sont toutes céphaliques et les cellules neurosécrétrices réparties dans le cerveau et les ganglions ventraux. La plupart de ces formations étaient inconnues et je les ai comparées aux systèmes des autres Aptérygotes. Les quelques conclusions que j'ai tirées quant à l'action possible de ces glandes sont en fait des hypothèses basées sur ce qui est connu chez les Ptérygotes.

4 RÉCOLTES, ÉLEVAGES, TECHNIQUES HISTOLOGIQUES

Les Campodés vivent dans des biotopes très variés, toutefois ils sont particulièrement abondants dans la litière des forêts, au pied des grands arbres et sous les pierres dans les lieux découverts ou boisés ; les cavernes abritent, elles aussi, des formes particulières. *Campodea remyi*, espèce endogée, peuple, à l'exclusion de toute autre forme, certaines stations des Vosges, ce qui garantit l'homogénéité des récoltes et a déterminé mon choix.

Si le sol est meuble (BARETH, 1966), j'utilise une cuillère à potage usagée ayant un bord d'attaque mince. Je remue délicatement et progressivement le substrat et, dès qu'un Campodé apparaît, je le prélève avec la parcelle de terre ou d'humus sous-jacent et le dépose délicatement dans un bocal à large ouverture dont le fond est recouvert de mousses et de menues brindilles. Lorsque les Campodés se déplacent sur un substrat solide (branche, écorce, dessous de pierre) un petit pinceau permet de les pousser sans dommage dans le bocal ; avec un peu d'habitude, un petit souffle suffit pour expédier l'animal au fond du récipient dont l'ouverture est orientée convenablement et située aussi près que possible du Campodé. La chasse terminée, le bocal est fermé pour éviter la déshydratation et l'évasion des animaux.

Les animaux ainsi récoltés devront ensuite être séparés de la terre et des brindilles qui les accompagnent. Cette opération s'effectuera par retournement lent du bocal sur une feuille de papier noir ; on récupérera ensuite chaque animal à l'aide d'un petit triangle de papier fort sur lequel on le fait monter en le dirigeant avec un pinceau, ce dernier servant également à pousser les Campodés dans la boîte de tri. Après avoir séparé les ♂ des ♀, les individus sont placés seuls ou par couples dans de petites boîtes rondes en matière plastique transparente (5 cm × 2 cm) dont le fond est recouvert d'une couche d'argile (*) de 4 à 5 mm d'épaisseur. En humidifiant légèrement l'argile tous les 2 jours, on assure un degré hygrométrique optimal. Les élevages sont placés à la température du laboratoire ou en étuves réfrigérées à 10-12° et 18°.

Parmi plusieurs milliers de spécimens à tous les stades, récoltés tout au long de l'année, 1664 adultes se répartissent entre 44 % de ♂ et 56 % de ♀, soit une sex-ratio de 0,79.

Le tube digestif des *C. remyi* prélevés dans leur biotope naturel (forêt de Conifères près de Saint-Dié), renferme un fort pourcentage de matières

(*) Nous utilisons de l'argile de grotte.

végétales. Je n'ai pas pu identifier d'aliments d'origine animale à l'exception des exuvies et des spermatophores qui sont consommés occasionnellement. Pendant la saison froide, aucune particule alimentaire n'a été décelée. En élevage, les Campodés acceptent très bien de petits morceaux de salade, de la levure de bière, et mangent parfois l'argile leur servant de substrat. Toutefois, les pontes paraissent plus fréquentes, lorsque je distribue des Drosophiles fraîchement tuées. Un Campodé peut dévorer une Drosophile en 12 heures et n'en laisser que les ailes et les extrémités des pattes. La tête et le thorax sont particulièrement recherchés. Il est rare qu'une Drosophile incomplètement tuée soit attaquée. Au cours d'un intermue moyen de 18 à 20 jours à 20-22° les Campodés présentent normalement 2 périodes de jeûne séparées par une période d'alimentation. Immédiatement après la mue, ils jeûnent obligatoirement 1 à 3 jours, ils s'alimentent ensuite durant 5 à 8 jours puis entrent à nouveau dans une phase de jeûne de 7 à 10 jours précédant la mue suivante.

Certaines observations ou interventions ont nécessité l'anesthésie des animaux. Le Campodé est placé dans une salière et suivi dans ses déplacements avec un pinceau imbibé d'éther sulfurique ; il ne tarde pas à s'immobiliser pour une durée de quelques dizaines de secondes, et ceci ne lui cause aucun préjudice.

Les animaux ont été fixés au Bouin ordinaire ou au Carnoy, inclus dans la paraffine et coupés à 2,5 μ , 5 μ , 7,5 μ le plus souvent et 10 μ , puis colorés par l'hémalun acide de Masson-érythrosine, l'hémalun-picro-indigo-carmin, l'érythrosine-aurantia-orange G-bleu de toluidine, la triple coloration de Prentant, l'Azan (d'après Heidenhain). L'emploi des techniques spécifiques pour la mise en évidence de la neurosécrétion est signalé au moment de leur utilisation.

Les observations *in toto* ont été faites après montage dans le médium de Marc André II (gomme arabique, glycérine, chloral).

Liste des espèces citées :

- Campodea* (*Campodea*) *staphylinus* Westwood, 1842.
Campodea (C.) *fragilis* Meinert, 1865.
Campodea (C.) *lankesteri* Silvestri, 1912.
Campodea (C.) *lubbocki* Silvestri, 1912.
Campodea (C.) *plusiochaeta* Silvestri, 1912.
Campodea (C.) *redii* Silvestri, 1912.
Campodea (C.) *remyi* Denis, 1930.
Campodea (C.) *rhopalota* Denis, 1930.
Campodea (C.) *kervillei* Denis, 1932.
Campodea (C.) *pieltaini* Silvestri, 1932.
Campodea (C.) *taunica* (*silvestrii posterior*) Marten, 1939.
Campodea (C.) *tuxeni* Wygodzinsky, 1941.
Campodea (C.) *chardardi* Condé, 1947.
Campodea (C.) *monspessulana* Condé, 1953.
Campodea (C.) *franzi* Condé, 1954.
Campodea (C.) *sensillifera* Condé et Mathieu, 1958.
Campodea (*Paurocampa*) *ribauti* Silvestri, 1912.
Campodea (P.) *suensoni* Tuxen, 1930.
Plusiocampa *sollaudi* Denis, 1930.
Plusiocampa *vandeli* Condé, 1947.
Plusiocampa *humilis* Condé, 1948.
Plusiocampa (*Stygiocampa*) *nivea* Joseph, 1882.
Plusiocampa (S.) *remyi* Condé, 1947.
Litocampa (*Cocytocampa*) *solomonis* n. sp. (*in litt.*).
Hystrichocampa *pelletieri* Condé, 1948.
Hemicampa *boudreauxi* Condé et Geeraert, 1962.
Lepidocampa (*Lepidocampa*) *weberi* Oudemans, 1890.
Lepidocampa (L.) *giffardi* Silvestri, 1931.
Lepidocampa (L.) *juradoi afra* Silvestri, 1933.

CHAPITRE I

CARACTÈRES SEXUELS SECONDAIRES

I. — GÉNÉRALITÉS

Les Campodés possèdent des caractères sexuels secondaires qui se développent progressivement au cours des mues qui précèdent la maturité sexuelle ; insignifiants chez la plupart des ♀ ils sont en général bien développés chez la majorité des ♂. Les plus remarquables de ces caractères sexuels appartiennent au 1^{er} urosternite, mais il en existe aussi de plus discrets sur le 8^e urosternite (1).

Au 1^{er} urosternite, ils consistent typiquement : 1° en l'apparition de poils glandulaires le long de la marge postérieure ; 2° en la différenciation de poils grêles, non sécréteurs, en avant des phanères précédents ; 3° en un élargissement des appendices ; 4° en une augmentation du nombre des poils glandulaires a_1 de l'apex des appendices ; 5° en l'apparition des poils glandulaires a_2 , différents des précédents par leur taille et leur forme (fig. 4). Chez quelques rares ♀, certains de ces caractères apparaissent, mais plus tardivement semble-t-il et presque toujours de façon moins marquée que chez les ♂ correspondants.

Ces variants peuvent différer un peu d'une espèce à l'autre, mais ils sont bien définis chez une espèce donnée et, à ce titre, ils sont utilisés en systématique. Jusqu'ici, on admettait que tous ces caractères étaient permanents et capables seulement de se renforcer avec l'âge ; or, j'ai récemment démontré (1966) que quelques espèces manifestent une régression temporaire de certains d'entre eux et nous verrons en effet que les poils glandulaires de la marge postérieure du sternite, ainsi que les poils glandulaires a_2 des appendices, disparaissent en automne chez le ♂ de *C. remyi* et de quelques autres espèces pour réapparaître au printemps. Les glandes correspondantes involuent lors de la disparition des phanères et se redifférencient peu avant la réapparition de ceux-ci.

(1) D'autres variants signalés sur la tête et les cerques n'existent pas chez les espèces que j'ai étudiées et paraissent douteux ou au moins très exceptionnels. La taille un peu plus grande des ♀ de *C. remyi* peut également être considérée comme caractère sexuel. Nous signalerons plus loin l'existence d'un caractère sexuel secondaire précoce chez *C. remyi* (sternite VIII).

Les caractères sexuels portés par le 8^e urosternite sont connus depuis longtemps chez les Lépidocampinés où le dimorphisme est plus ou moins accentué selon les espèces ou les races. Ils ont été mis en évidence chez les Hémicampinés par CONDÉ et GEERAERT (1962) ; le dimorphisme est très accusé chez l'espèce étudiée (*Hemicampa boudreauxi*). Ces auteurs suggèrent à ce propos que le sternite 8 de tous les Campodéidés « est le siège normal de variants sexuels, mais que ces derniers ne s'expriment pas, ou sont masqués, chez les *Campodeinae* ». J'ai effectivement constaté un dimorphisme sexuel chez *C. remyi* et celui-ci s'exprime, chez notre espèce au moins, dès la larve I.

II. — CARACTÈRES SEXUELS DU PREMIER UROSTERNITE

En me référant aux ♂ adultes de *C. remyi*, j'étudierai tout d'abord les poils glandulaires de la marge postérieure et l'histologie des glandes correspondantes ; puis j'étudierai le phénomène de régression périodique ; enfin j'envisagerai les poils glandulaires des appendices et l'histologie de leurs glandes.

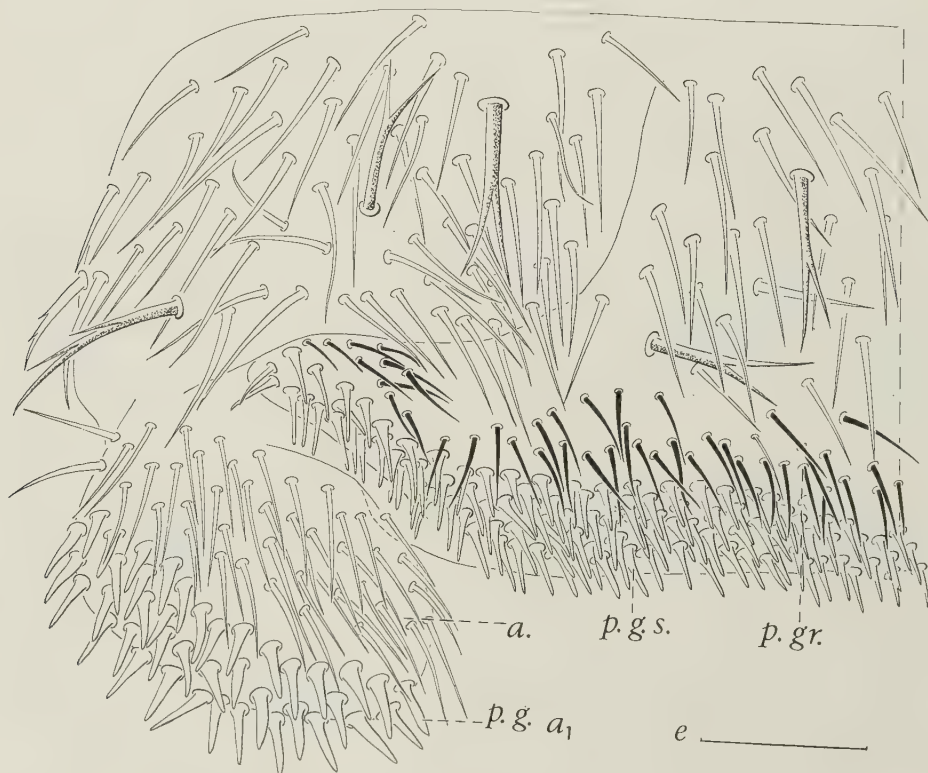


FIG. 1. — *Campodea (Paurocampa) suensoni*. Moitié droite du 1^{er} urosternite. a. = appendice ; p.g.a₁ = poils glandulaires distaux des appendices ; p.g.s. = poils glandulaires de la marge postérieure du 1^{er} urosternite ; p.gr. = poils grêles (en noir).
e = échelle : 50 μ .

A) POILS GLANDULAIRES DE LA MARGE POSTÉRIEURE

1) Localisation.

Les poils glandulaires occupent la marge postérieure du sternite, entre les deux appendices (fig. 4). La zone pilifère est limitée latéralement par un pli très visible (CONDÉ, 1956) normal ou un peu oblique à la marge postérieure du sternite, prenant naissance à la limite interne de l'appendice et pouvant se prolonger jusque sur la marge antérieure du sternite. La plaque sternale se trouve ainsi divisée en trois régions : une médiane qui porte seule les poils glandulaires et deux latérales, sans poils glandulaires, au niveau desquelles

Chez *C. remyi* les phanères forment un champ ininterrompu occupant tout le bord postérieur du sternite. Chez les ♂ âgés on peut compter jusqu'à 500 poils répartis sur 9 à 10 rangs. Chez les jeunes ♂ (larve IV), on en rencontre 1 à 80 distribués plus ou moins régulièrement sur un ou plusieurs rangs. Chez quelques espèces (*C. kervillei*, *C. rhopalota*, *Plusiocampa vandeli*) les poils sont répartis en 2 champs latéraux séparés par un espace médian glabre.

Chez quelques ♂, *C. (P.) suénsoni*, par exemple (fig. 1), le champ glandulaire s'étend de chaque côté, au-dessus de l'insertion des appendices, mais il s'agit simplement d'une extension latérale de la portion médiane (CONDÉ, 1956) qui là aussi est la seule capable de porter des poils glandulaires.

Les ♂ de certaines espèces se singularisent par l'absence totale de poils glandulaires sternaux à toute époque de leur existence.

2) Forme et structure des poils.

Ce sont des poils plus ou moins coniques, à extrémité mousse et à large embase. Une glande unicellulaire débouche à la base de chaque phanère qui est creux, mais dont l'orifice apical n'est visible que sur coupe.

Chez *C. remyi*, ces poils, plus ou moins allongés, mesurent $2,5\ \mu$ de diamètre environ à la base et atteignent 13 à $17\ \mu$ de long, ceux des bords latéraux étant un peu plus longs que ceux de la région médiane (fig. 2 A). Chez d'autres (*C. sensillifera* (fig. 2 B), *C. tuxeni*, *C. pieltaini* (fig. 2 C) par exemple), les phanères sont beaucoup plus longs (23 à $38\ \mu$) et présentent une légère courbure. Chez *C. plusiochaeta*, par contre, leur longueur n'est que de 10 à $12\ \mu$ (fig. 2 D).

Chez certaines espèces de *Lepidocampa* s. str. (*weberi*, *giffardi*), CONDÉ a défini deux types de poils sternaux : g_1 , à large embase, courts et assez trapus (atteignant 11 à $13\ \mu$ de long chez *giffardi*), et g_2 , situés en avant des précédents, un peu plus fins qu'eux et tronqués à leur extrémité (longs de 10 à $11\ \mu$ (fig. 2 E) chez *giffardi*).

3) Poils glandulaires des ♀.

Les ♀ de quelques espèces présentent des poils glandulaires sternaux ; je citerai les 2 cas que j'ai pu observer moi-même à la suite de CONDÉ (1954 a, 1954 b, 1958).

a) *Campodea (C.) franzi* Condé, 1954. Les ♀ ont jusqu'à une centaine de poils formant 2 ou 3 rangs, un peu plus courts (17 à 20 μ) que ceux du ♂, mais d'allure identique. Les ♂ peuvent avoir près de 400 poils sternaux répartis sur 5 ou 6 rangs, leur longueur atteignant 23 à 35 μ .

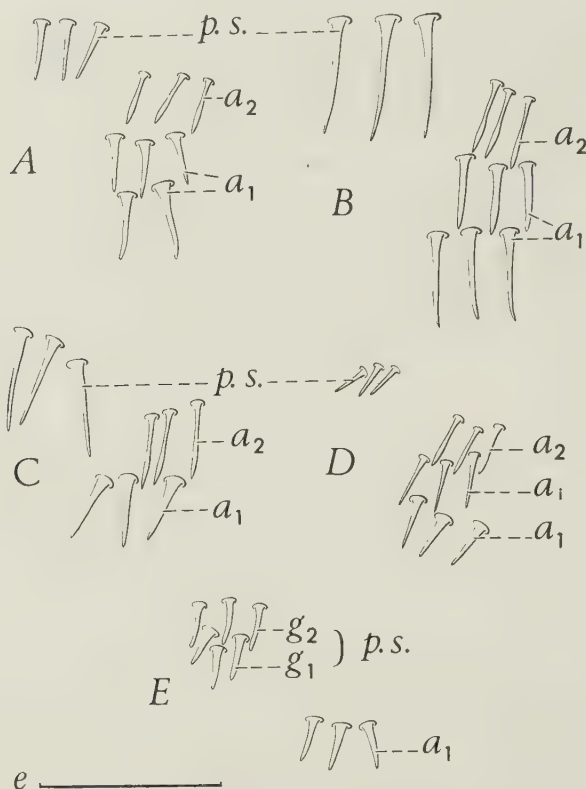


FIG. 2. — Différents types de poils glandulaires. Chacun des 5 groupes comprend des poils du 1^{er} urosternite (en haut et à gauche) et des poils des appendices (en bas et à droite). — A. *C. remyi*. — B. *C. sensillifera*. — C. *C. pieltaini*. — D. *C. plusiochaeta*. — E. *L. giffardi*. a_1 = poils distaux des appendices ; a_2 = poils proximaux des appendices ; a_1 = poils intermédiaires des appendices ; g_1 = poils sternaux communs aux 2 sexes ; g_2 = poils sternaux propres au ♂ ; p.s. = poils sternaux. e = échelle : 50 μ .

b) *Lepidocampa (L.) giffardi* Silvestri 1931.

La ♀ ne possède que des poils g_1 , alignés sur 1 ou 2 rangs et au nombre d'une cinquantaine environ, alors qu'il peut y en avoir près d'une centaine chez le ♂.

Je rappellerai enfin le cas de *Campodella milloti* Condé, 1957, chez lequel « l'équipement glandulaire de la ♀ est sensiblement de même importance que celui du ♂ ».

4) Développement des champs glandulaires au cours de la croissance.

Le développement des champs glandulaires sternaux se fait de façon progressive ; elle débute chez *C. remyi* au 4^e ou 5^e stade. A la suite d'une mue, il apparaît généralement 10 à 80 poils répartis en 1, 2, 3 rangs, 4 même dans les régions latérales. Le plus souvent, ils occupent toute la marge postérieure du sternite, les régions latérales étant mieux garnies ; quelquefois, la région médiane ou au contraire les marges en sont dépourvues, ou bien les phanères sont groupés en petits îlots séparés par des espaces glabres ; enfin, leur densité peut être très différente sur les moitiés droite et gauche du sternite. Dans des cas limites un seul poil se développe. Au cours des mues suivantes la plage glandulaire s'enrichit et acquiert son aspect typique, elle peut alors comprendre jusqu'à 500 phanères répartis sur 9-10 rangs. Les poils grêles apparaissent progressivement eux aussi, et généralement en même temps que les poils glandulaires. Exceptionnellement, les poils grêles peuvent précéder les glandulaires.

Dans mes élevages à 20-22°, il n'apparaît qu'une vingtaine de poils au plus, répartis sur 1 ou 2 rangs. Cette différence numérique s'accompagne d'une maturation testiculaire différente. Dans le cas d'animaux récoltés dans la nature sur le point d'acquérir leurs premiers poils glandulaires, les testicules étaient remplis de spermatozoïdes, alors qu'ils en sont dépourvus chez les animaux d'élevage à la température de 20-22°. Les températures élevées décalent la spermatogenèse par rapport à l'apparition des poils glandulaires. Dans la nature, le départ de l'activité des testicules et l'apparition des caractères sexuels secondaires sont contemporains. Toutefois, l'absence de spermatozoïdes chez les animaux d'élevage prouve que l'apparition des caractères sexuels secondaires et la spermatogenèse proprement dite sont indépendantes et relèvent de facteurs différents. Cette constatation est corroborée par le fait que chez les espèces qui ne perdent jamais leurs champs glandulaires, les glandes des phanères sont actives alors que les testicules sont au repos.

5) Discussion.

Les processus de sexualisation de certains Crustacés sont connus depuis les travaux de CHARNIAUX-COTTON (1954) sur l'Amphipode : *Orchestia gammarella*. Chez les ♂ génétiques se développe une paire de glandes androgènes qui contrôlent toute la différenciation sexuelle ; les ♀ sont dépourvues de ces glandes et l'ébauche génitale se développe en un ovaire qui contrôle ensuite les caractères sexuels externes permanents. Au moment de la vitellogenèse, l'ovaire induit la formation des caractères externes temporaires.

NAISSE, 1963, a montré que chez *Lampyrus noctiluca* c'est le tissu apical du testicule qui joue le rôle de glande androgène et induit les caractères sexuels du ♂ ; d'autres expériences ont montré le rôle du complexe endocrine rétro-cérébral et aussi celui des différentes cellules neurosécrétrices de la *pars intercerebralis* dont l'action paraît précéder celle de la glande androgène elle-même, et P. BRIEN écrivait en 1964 : « la neurosécrétion est déjà sexualisée ». Celle-ci déterminerait le développement du tissu apical, qui sécréterait ensuite son hormone androgène à action masculinisante.

Bien que nous n'ayons pu mettre en évidence de tissu apical chez *Campodea remyi*, ni de formations équivalentes à une glande androgène, on peut penser que le déterminisme des caractères sexuels chez ces Diploures est analogue. Toutefois, deux points particuliers aux Campodés s'expliquent moins facilement : d'une part,

l'absence de certains caractères sexuels secondaires chez les ♂ de plusieurs espèces, et d'autre part, la présence de champs glandulaires chez les ♀ de quelques-unes. Si les seuils d'action de l'hormone androgène peuvent expliquer l'absence de caractères sexuels secondaires chez le ♂, l'apparition de ces derniers chez les ♀ implique l'intervention d'un processus semblable à celui qui existe chez les ♂. Des hormones issues des cellules neurosécrétrices ou des *corpora allata*, n'agiraient-elles pas directement ?

Se plaçant à un tout autre point de vue, CONDÉ (1956) a suggéré que les ♂ dépourvus de poils représenteraient des formes néoténiques, les larves n'en possédant jamais. Il interprète la présence d'un champ glandulaire chez de rares ♀ comme une acquisition secondaire.

L'expérimentation n'ayant pu être réalisée jusqu'ici, les hypothèses précédentes n'ont pu être confirmées ou infirmées. Mais un fait nouveau et très important concernant le champ glandulaire est sa disparition saisonnière chez les ♂ de certaines espèces. Il reste donc à vérifier que les ♂ considérés comme sans champ glandulaire en sont toujours dépourvus et qu'ils n'ont pas été simplement examinés à une période correspondant à la perte de ces poils, comme ce fut le cas de notre *C. remyi* (DENIS, 1930, p. 32). Nous ignorons si les ♀ pourvues de poils glandulaires les possèdent en permanence, mais CONDÉ (1954 a et 1958) a cité une ♀ de *L. giffardi* âgée ne possédant que 2 poils glandulaires et une autre, au même stade, n'en possédant aucun.

B) GLANDES DES POILS SÉCRÉTEURS

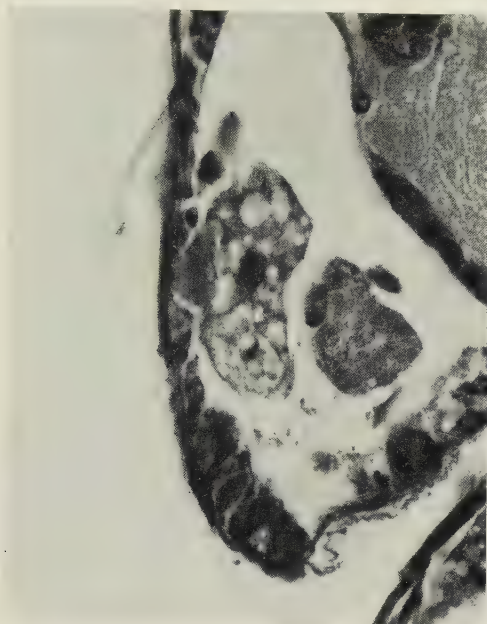
1) Histologie chez *C. remyi*.

La lumière du poil est en relation avec une grosse cellule glandulaire en massue dont l'apex peut atteindre la face ventrale de l'intestin et même, en se recourbant, déborder dans le 2^e segment abdominal. Toutes les glandes ont la même structure, mais leur taille varie un peu suivant la région considérée. Il existe en effet 2 groupes latéraux de cellules de grande taille (150 μ de long pour certaines) à région distale peu dilatée, mais à long canal et un groupe médian de cellules plus courtes, séparées des précédentes par 2 faisceaux musculaires et situées sous la première paire de ganglions abdominaux ; leur canal est plus court, mais leur région apicale plus dilatée. Chaque cellule comprend trois parties (BARETH, 1962) : une portion apicale généralement dilatée et renfermant le noyau ; une portion intermédiaire plus grêle formant canal qui peut être 4 ou 5 fois plus longue que la portion apicale, le plus souvent

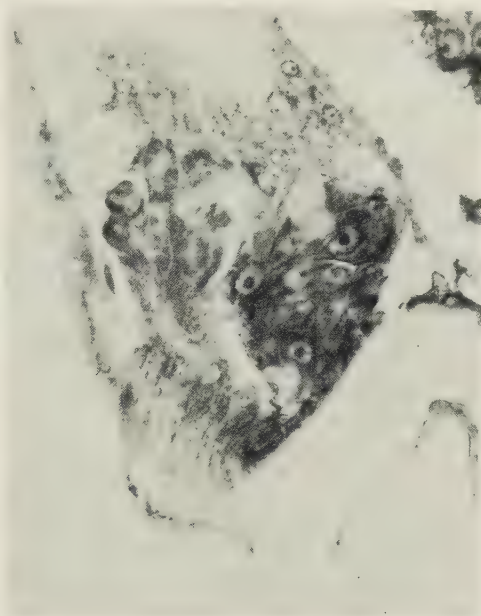
PLANCHE I

Campodea remyi. — Bouin ordinaire ; bleu alcian-hémalum-phloxine, coupes longitudinales.

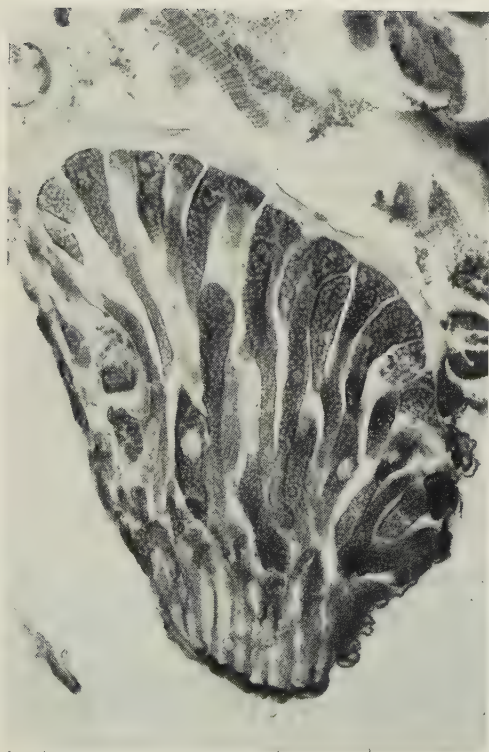
- FIG. 1. — Sternite I d'un ♂ d'hiver. Les glandes sont réduites à un petit massif de cellules. Pas de poils glandulaires ($\times 500$).
- FIG. 2. — Sternite I d'un ♂ de printemps. Les cellules glandulaires se développent. Les poils, visibles sous la cuticule, vont être libérés à la mue suivante ($\times 500$).
- FIG. 3. — Sternite I d'un ♂ d'été. Les glandes ont leur plein développement. Les poils sont présents ($\times 500$).
- FIG. 4. — Appendice d'un ♂ d'été. Les poils glandulaires a_1 et a_2 ne sont pas visibles sur la photo. Les glandes correspondant aux poils a_1 sont foncées, les claires appartiennent aux a_2 . $g.a_1$ = glandes correspondant aux poils a_1 ; $g.a_2$ = glandes correspondant aux poils a_2 ($\times 500$).



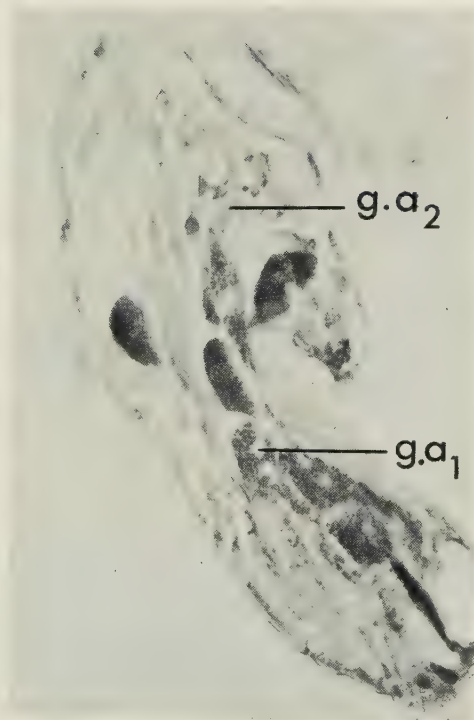
1



2



3



4

sinueuse, exceptionnellement rectiligne et une portion distale dilatée en réservoir surmontant l'embase du poil (fig. 6 E et pl. I, 3).

a) *Portions apicale et intermédiaire.*

Le noyau est gros, ovale ou subsphérique, le plus souvent, atteignant une dizaine de μ dans son plus grand axe. Il renferme une chromatine peu dense, répartie en mottes irrégulières ou en une poussière de granules le long de la membrane nucléaire et un gros nucléole rond de 3 μ de diamètre. Certaines cellules sont binucléées ; d'autres montrent, à côté du noyau fonctionnel, un noyau dégénérescent, certaines n'ayant que ce dernier.

Le cytoplasme est bourré de granulations subcirculaires, celles de la région apicale étant les plus grosses (jusqu'à 2 μ), leur diamètre diminuant à mesure que l'on se rapproche du réservoir. Une, ou plus rarement 2 vacuoles, de taille variable, plus ou moins remplies d'une masse colorée en bleu-verdâtre par le bleu alcian, peuvent se rencontrer dans le voisinage du noyau. Les granules ne prennent aucun des colorants utilisés, la réaction au P.A.S. est négative. Les granulations manquent parfois dans le cytoplasme périnucléaire ou même dans toute la région apicale de la cellule.

b) *Réservoir.*

Atteignant 15 à 25 μ de long sur 4 à 6 μ de large, il surmonte l'embase du poil. Quelquefois vide, le réservoir contient en général des flaques de sécrétion légèrement bleutée des petits granules ou des amas pulvérulents.

Au-dessus de la zone des réservoirs, entre les prolongements cellulaires, on rencontre de nombreux petits nids de cellules. Les uns sont subcirculaires et contiennent de petits noyaux arrondis ; ils représentent sans doute de petits amas de nature nerveuse comparables à ceux qu'a signalé BITSCH (1952) dans les complexes glandulaires des palpes labiaux. Les autres sont moins structurés, formés de noyaux plus volumineux et correspondent aux cellules trichogènes et tormogènes, peut-être aussi à des éléments sensoriels ; enfin, quelques cellules éparses sont en relation avec les organes en rosette de la cuticule (BARETH, 1963).

2) Variations interspécifiques.

J'ai étudié ces glandes chez les représentants de 6 autres espèces de *Campodea* ; les colorations ayant été faites au bleu alcian-hémalum-phloxine seulement. Les espèces sont classées d'après les affinités tinctoriales des glandes ce qui ne correspond pas aux relations systématiques, établies sur les critères morphologiques.

a) *C. kervillei*.

Les glandes ressemblent beaucoup à celles de *C. remyi*. Elles atteignent 100-110 μ de long, sur 10-15 μ de large et leur cytoplasme est rempli des mêmes granulations incolores. Les réservoirs paraissent un peu moins larges que chez *C. remyi*. Bien que *C. kervillei* possède 2 champs glandulaires latéraux séparés par une zone médiane glabre, nous avons observé en plus des 2 masses glandulaires latérales, correspondant chacune à un champ, un massif médian de cellules courtes dont les canaux divergent par moitié à droite et à gauche.

b) *C. (P.) suensoni*.

Les cellules atteignent 100 à 150 μ de long ; les granulations ont une forme semblable à celle de *C. remyi*, mais sont faiblement colorées en rose-mauve ; certains noyaux sont très allongés jusqu'à 16 μ de long sur 3 ou 4 μ de large. Quelques vacuoles sont colorées en bleu. Les réservoirs sont très développés, jusqu'à 40 μ de long, et renferment une substance finement granuleuse rose-rouge.

c) *C. chardardi* (fig. 3 A).

Les glandes offrent une structure et des dimensions comparables à celles des précédentes espèces, mais les granules qu'elles contiennent se colorent fortement par le bleu alcian, et le contenu des réservoirs est bleu ou mauve. Un individu sur le point de muer possédait des glandes bourrées de granules, mais sans réservoir apparent ; la même observation a été faite chez *C. remyi* (cf. *infra*).

d) *C. (P.) ribauti*.

Les granules se colorent en bleu mauve, les réservoirs sont petits et remplis d'une unique flaque de sécrétion.

e) *C. lubbocki* (fig. 3 C).

Les glandes ont la même affinité tinctoriale que celles de *C. chardardi*, mais en plus des granules habituels, on note la présence de nombreuses flaques de sécrétion circulaires de taille et de teinte variables : certaines sont bleu clair ou bleu foncé, homogènes ou granuleuses, d'autres sont lie de vin, d'autres encore lie de vin au centre et grises sur les bords ; il s'agit sans doute d'une évolution de la structure de la substance des granules. Les réservoirs sont bien développés et leur contenu homogène est rouge-brun. Chez un jeune δ de *C. lubbocki*, les flaques étaient absentes et la sécrétion contenue dans les réservoirs était mauve.

f) *C. pieltaini*.

Les granules, très volumineux 1 à 6 μ , ont l'aspect de petites flaques sub-circulaires colorées en brun-rougeâtre ; les réservoirs, très développés, atteignent 40 μ de long sur 12 à 14 μ de diamètre.

L'aspect, les dimensions et surtout la teinte des granules de sécrétion varient donc en fonction de l'espèce et aussi en fonction de la période d'intermue, mais, dans tous les cas, il y a uniformité de structure des glandes. Le rôle de ces formations glandulaires n'est pas connu. Toutefois, le produit de sécrétion ne paraît pas être identique chez toutes les espèces. On peut supposer que l'émission d'odeurs *sui generis* permet à la φ de se diriger vers les spermatophores que les δ émettent assez souvent en des endroits déterminés. Peut-être aussi, l'émission de substances sert-elle à marquer un territoire, les animaux stationnant fréquemment en des lieux préférentiels. DENIS (1949) a constaté, comme plusieurs autres auteurs, que les Campodés semblent avoir une tendance au rassemblement mais, ajoute-t-il « la question appelle une étude sérieuse ».

C) CYCLE SAISONNIER DES POILS GLANDULAIRES

C. remyi fut décrit par DENIS (1930) d'après les exemplaires récoltés aux environs de Nancy, au printemps de 1929 ; l'auteur remarque (p. 32) que « le premier sternite des δ montre de petits poils à son bord postérieur qui, chose curieuse... ne paraissent pas différenciés, comme c'est l'usage chez les *Campodea* ». La figure 16 (1) montre effectivement la moitié de l'urosternite d'un

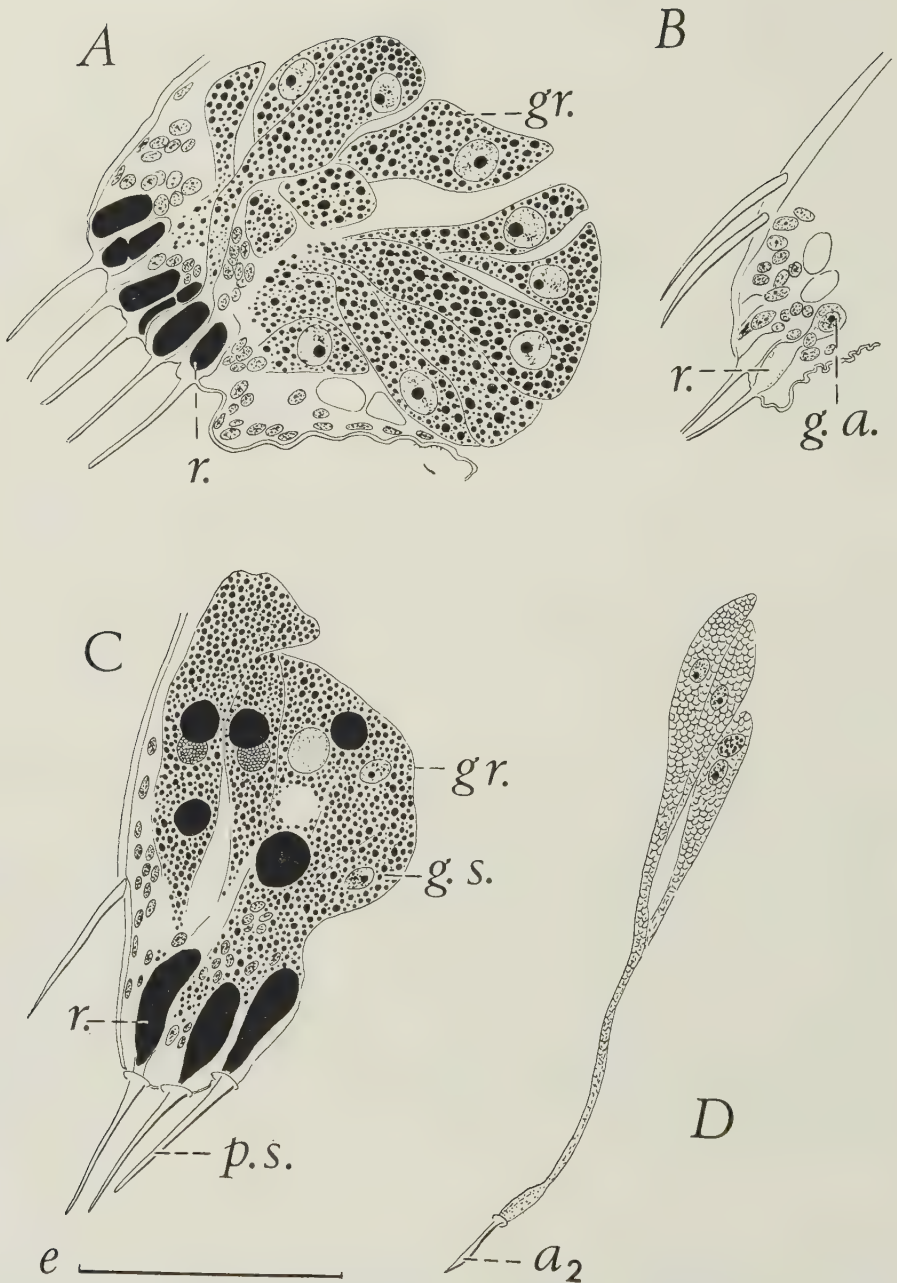


FIG. 3. — A. *C. chardardi*. Glandes des poils sternaux (animal fixé le 17/XII/66). — B. *C. remyi*. Individu fixé le 7/XI/66 présentant encore quelques poils glandulaires sternaux avec glandes atrophiées. — C et D. *C. lubbocki*. — C. Glandes des poils sternaux. D. Glandes atrophiées; gr. granules; g.s. = glandes des poils sternaux; p.s. = poils glandulaires sternaux; r. = réservoir.
e = échelle : 50 μ .

♂ sexuellement mûr, comme l'atteste la forme trapézoïdale de l'appendice, portant des rangées de poils courts qui correspondent, sans aucun doute, aux phanères grêles, non sécréteurs ; la zone marginale, normalement occupée par les poils glandulaires, est nue.

Une formation aussi remarquable n'ayant pu échapper à l'analyse minutieuse de DENIS, il fallait admettre que les ♂ examinés par lui étaient « atypiques » ou que les phanères glandulaires étaient temporairement absents. Ayant eu plusieurs fois l'occasion d'observer dans mes élevages des ♂ adultes totalement dépourvus de phanères glandulaires sternaux, j'ai rapidement éliminé la première hypothèse et envisagé la possibilité d'une régression saisonnière. J'ai alors étudié, de l'automne 1965 au printemps 1966, 200 à 300 ♂ adultes prélevés tous les 15 jours aux environs de Saint-Dié (BARETH, 1966). Une partie des spécimens récoltés était montée *in toto*, d'autres étaient fixés et coupés, d'autres enfin, placés en élevage à 18-20° ou à 10-12°.

1) Dans la nature.

a) Description du biotope.

Le lieu de récolte est situé à 450 m d'altitude environ, au fond d'un vallon dans une forêt de conifères (*Abies*) à Coinches petite localité à 8 km de Saint-Dié (Vosges). L'endroit est frais et humide en tout temps ; le soleil n'y pénètre presque jamais en hiver. Le sous-sol granitique, est recouvert d'un humus, plus ou moins épais suivant la proximité des arbres, sur lequel se développe un tapis de mousses parsemé d'hépatiques et de fougères en été. Les ronces croissent dans les endroits les plus exposés. Les Campodés se rencontrent surtout dans l'humus qui est particulièrement abondant au pied des sapins, c'est là que leur densité est la plus forte. Les températures, relevées à 10-15 cm de profondeur, n'ont pas dépassé 11° 5 entre novembre et juin et se situaient le plus souvent entre 0 et 8°. De juin à octobre elles oscillaient entre 14 et 16°.

b) Observation du phénomène.

Parmi 116 ♂ adultes de taille sensiblement voisine, pourvus d'appendices élargis, récoltés entre le 24/IX/65 et le 1/V/66, 29 individus ne possédaient aucun poil glandulaire (fig. 5 A), 42 en possédaient 1 à 5, 31 en avaient entre 5 et 20, 8 en présentaient 22 à 90 et 6 seulement en possédaient plus de 100. En considérant qu'un ♂ sexuellement mûr porte 250 à 500 poils répartis sur 9-10 rangs, on peut affirmer que plus de 90 % des ♂ de *C. remyi* perdent leur champ glandulaire à la fin de l'été. Aux environs du 15 août, tous les spécimens observés ont encore leur champ glandulaire au complet (fig. 4). Au début du mois de septembre, 50 % environ des individus ont perdu leur champ. Ce nombre passe à 70 % vers la mi-septembre pour atteindre 92 à 95 % à la fin de ce même mois, la température oscillant entre 14 et 16° pendant ce laps de temps. Dès le 15 septembre les testicules sont vides de tous faisceaux de spermatozoïdes. Toutefois, il n'y a pas synchronisme absolu entre la disparition des champs glandulaires et l'élimination des faisceaux de spermatozoïdes ; certains individus, dépourvus de phanères, ont encore leurs testicules pleins de faisceaux, mais il semble bien qu'il s'agisse de la dernière émission de spermatophores.

Les phanères sont éliminés à la suite d'une ou 2 mues. Certains individus sur le point de muer possédaient en effet 200 à 450 poils glandulaires sur

l'ancienne cuticule alors que sur la nouvelle on dénombrait 0 à 50 phanères. Il n'est pas rare que quelques phanères persistent malgré tout après ces 2 mues. Les poils non éliminés présentent parfois des anomalies de taille, certains ne mesurant que $3\ \mu$, on peut observer tous les intermédiaires entre ces poils atrophiés et les poils normaux. L'absence des poils glandulaires

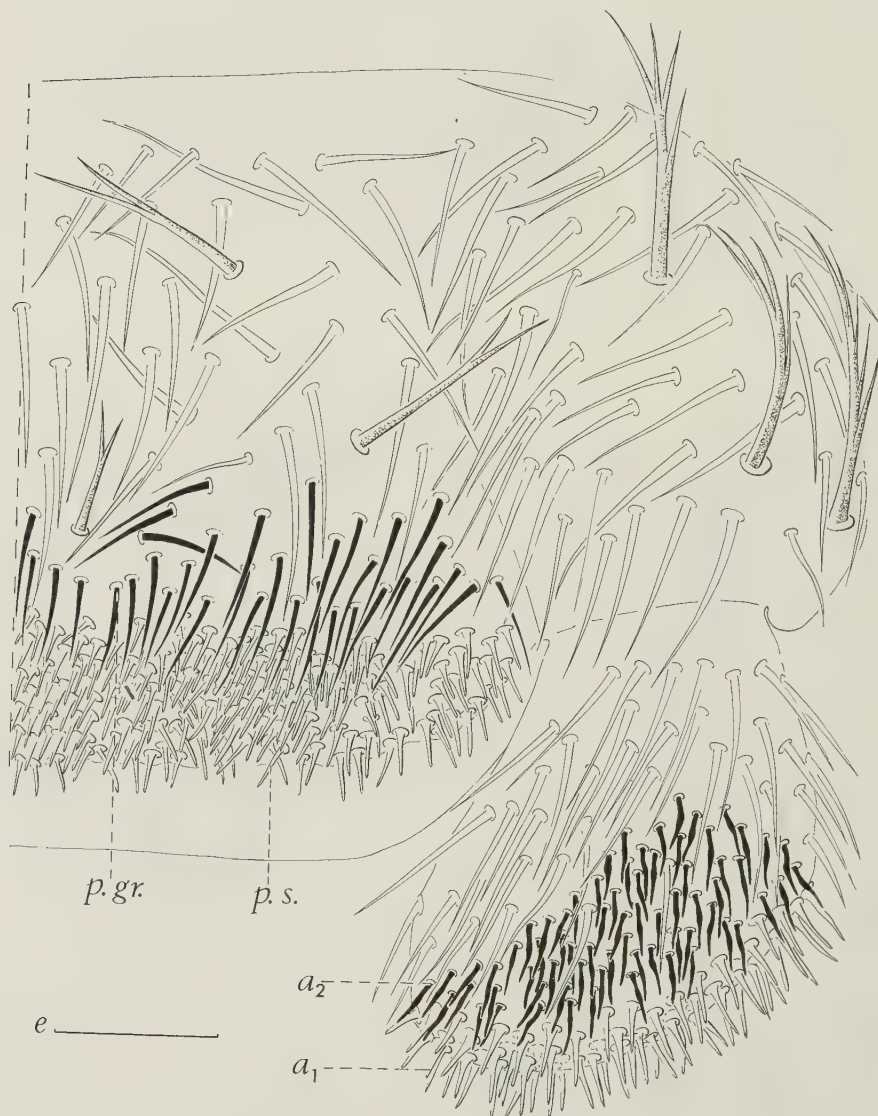


FIG. 4. — *C. remyi*. Moitié gauche du 1^{er} urosternite d'un ♂ fixé en été (champ glandulaire sternal et poils a_2 des appendices présents). a_1 = poils glandulaires distaux des appendices ; a_2 = poils glandulaires proximaux des appendices (en noir) ; p.s. = poils glandulaires sternaux ; p.gr. = poils grêles (en noir).
e = échelle : $50\ \mu$.

s'étend de l'automne jusqu'aux mois d'avril-mai. Début mai, la température atteignait 10° et 11° 5 le 15 mai. C'est à cette date que nous avons observé la réapparition des champs glandulaires. Sur 12 individus, 1 seul n'avait pas

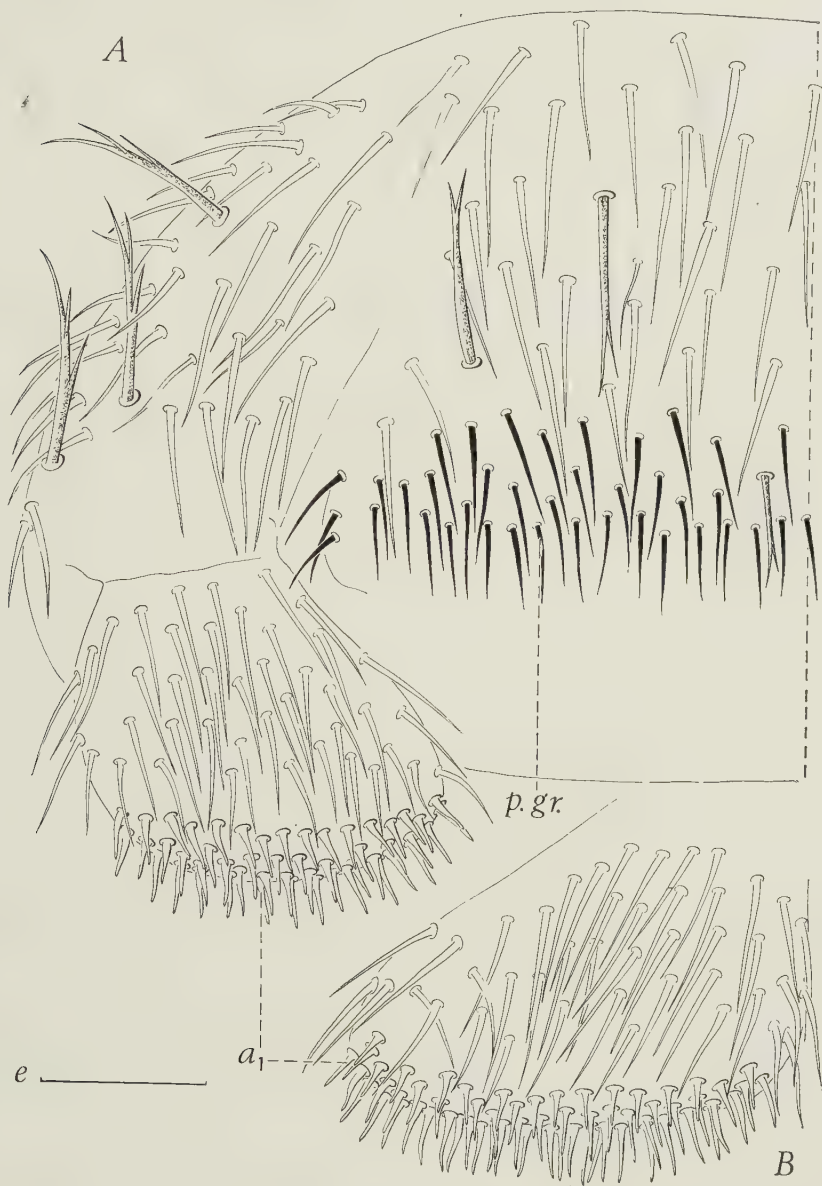


FIG. 5. — *C. remyi*. — A. Moitié droite du 1^{er} urosternite d'un ♂ fixé en hiver (poils glandulaires sternaux et a_2 des appendices disparus). — B. Appendice gauche d'un ♂ d'hiver dépourvu de ses a_2 . a_1 = poils glandulaires distaux des appendices ; p.gr. = poils grêles (en noir).
e = échelle : 50 μ .

encore récupéré ses phanères, 4 possédaient déjà leur champ au complet, 2 l'avaient récupéré à moitié environ, 5 enfin étaient sur le point de muer ; parmi ceux-ci, 3 n'avaient aucun poil glandulaire sur l'ancienne cuticule alors que la nouvelle, observée par transparence, en portait 250 au moins et 2 en possédaient déjà un nombre moyen sur l'ancienne (100 à 120) tandis que sur la nouvelle les champs étaient complets. Ces observations montrent que la réapparition complète des champs glandulaires se fait en 1 ou 2 mues. A partir du 2 juin et jusqu'aux environs du 15 août, tous les animaux récoltés sont pourvus d'un champ glandulaire important et, chez la grande majorité, les testicules sont actifs et contiennent des faisceaux de spermatozoïdes à différents stades.

c) *Durée de l'intermue en fonction de la température.*

Pour résoudre cette question, nous nous référons d'une part à la durée de l'intermue chez des témoins élevés à 18-20°, à 10-12° et 8-9° et d'autre part à la fréquence des mues constatées dans la nature au cours de la mauvaise saison.

α) *Individus témoins.*

- *Individus élevés à 18-20°.* Dans ces conditions la durée moyenne des intermues est de 18 à 20 jours chez notre espèce, cette durée pouvant être diminuée de moitié quand la température approche 30°.

- *Individus élevés à 10-12°.* 7 ♂, prélevés dans un élevage à 18-20°, ont été mis au froid 5 jours après une mue, en mai 1965. La première mue est apparue 38 à 49 jours après ; la deuxième a eu lieu 37 à 54 jours plus tard ; la troisième s'est manifestée 56 à 129 jours après et la quatrième 48 à 57 jours après la troisième :

1 ^{re} mue		2 ^e mue		3 ^e mue	4 ^e mue
1 ^{er} intermue	2 ^e intermue	3 ^e intermue	4 ^e intermue	5 ^e intermue	
38-49 j.	37-54 j.	56-129 j.	48-57 j.	39-49 j.	

Le 3^e intermue, avec une durée moyenne de 98 jours a donc été de beaucoup le plus long, le 4^e, avec une durée moyenne de 51 jours est assez voisin des 2 premiers (47, 51 jours).

Les résultats diffèrent un peu lorsque les animaux mis à basse température proviennent de récoltes faites dans la nature à une température de l'ordre de 14°. Dans un lot de 9 Campodés récoltés en octobre 66, la première mue est apparue après 110 jours, alors que les 4 suivantes s'espaciaient régulièrement de 48 à 50 jours.

1 ^{re} mue	2 ^e mue	3 ^e mue	4 ^e mue	5 ^e mue	6 ^e mue
1 ^{er} intermue					
110 j.	49 j.	48 j.	49 j.	49 j.	50 j.

L'allongement de l'ensemble des intermues quand la température est abaissée est indiscutable, atteignant 2 à 6 fois la durée moyenne constatée à 18-20°. Il semble qu'une régulation intervienne après la 1^{re} ou la 3^e mue en abaissant la longueur de l'intermue.

- *Individus élevés à 8-9° et au-dessous.* 30 Campodés prélevés dans la nature en juillet-août et placés à 8-9°, n'ont pas mué pendant les 140 jours de l'expérience. J'ai eu cependant l'occasion d'observer un animal sur le point de muer alors que la température au sol était de 3° 5, mais les exuviations paraissent tout de même exceptionnelles au-dessous de 8°.

β) *Individus dans leur biotope naturel.*

De novembre à avril, les températures du sol n'ont jamais dépassé 11° 5 et se situaient le plus souvent entre 0 et 8°, ce qui espace ou même inhibe momentanément les mues. Pendant cette période, 2 individus seulement sur 100 ont été vus sur le point de muer, aucun ne réacquiert ses champs. En tenant compte de ces basses températures, 2 intermues suffisent pour couvrir cette période de 180 jours environ. D'autre part, entre l'époque de la disparition des phanères, qui se situe fin août-début septembre et le mois de novembre, les températures demeurent relativement élevées : 14 à 16° pour septembre et 10 à 14° pour octobre, 1 à 2 mues peuvent donc avoir lieu pendant ces 2 mois (5 individus sur 30 étaient sur le point de muer sans réacquérir de phanères), ce qui porte à 3 ou peut-être 4 le nombre possible de mues en l'absence de champ glandulaire.

2) En élevage.

L'étude de la fluctuation des champs glandulaires dans les conditions expérimentales sera limitée à l'action du jeûne et de la température.

a) *jeûne* : une dizaine de Campodés prélevés au cours de l'été ont été mis au jeûne absolu pendant 2 mois et demi sur un substrat fait de sable fin passé à l'étuve, additionné d'un peu de noir animal et humecté avec de l'eau stérile, la température était de 20-22°. Certains ont mué 2 fois et présentaient toujours un champ glandulaire bien développé ; tandis que les testicules contenaient encore des faisceaux de spermatozoïdes.

b) *Élevage à température constante.*

Les lots d'animaux placés respectivement dans des enceintes thermostatées à 10-12° et à 20-22°, étaient parfois prélevés dans des élevages conservés au laboratoire mais le plus souvent ils venaient d'être capturés dans la nature. Selon les cas, ils étaient pourvus de poils glandulaires au début de l'expérimentation, ou au contraire en étaient privés. J'ai pu ainsi constater et contrôler la perte ou l'acquisition des phanères. Tous les spécimens étaient choisis en fonction de leur grande taille (5 à 5,5 mm) et de leurs appendices abdominaux fortement élargis qui sont caractéristiques des « adultes » (1).

(1) Les Campodés muent toute leur vie, il est donc difficile de déterminer avec certitude un stade adulte. Nous considérons comme « adultes » des individus qui possèdent leurs caractères sexuels secondaires développés au maximum et dont la taille ne s'accroît plus sensiblement.

α) 10-12°.

Lot n° 1. 7 individus d'un élevage tenu précédemment à 18-20° ont été soumis à une température de 10-12° du 19-V-1965 au 17-III-1966. Ils ont mué 4 ou 5 fois (respectivement 4 et 3 cas) et les 4 spécimens dont j'ai pu examiner toutes les exuvies ont perdu totalement leur champ glandulaire à la 3^e mue qui a eu lieu courant décembre. Dès la mue suivante, en mars, 3 d'entre eux récupéraient glandes et phanères, le 4^e ne les réacquerrait qu'après la 5^e mue (1).

En résumé, un ou deux intermues sans poil glandulaire.

Lot n° 2. Une trentaine d'individus récoltés fin juillet 1966 alors qu'ils étaient tous porteurs d'un champ glandulaire complet ont été placés à 8° environ afin d'inhiber les mues. Le I-XII-66, début de l'expérience, ils ont été placés à 10-12°. Une quinzaine de jours après l'élévation de température, les mues reprurent et à la fin de l'expérience les 14 survivants sur les 30 du début avaient mué 4, 5 ou 6 fois (respectivement 3, 5, 6 cas). Dès la 1^{re} mue qui s'est située entre le 15 décembre et le 15 janvier, 13 d'entre eux ont perdu la totalité de leur champ glandulaire puis, à une exception près, l'ont réacquis au complet après 1, 2 le plus souvent ou 3 mues. Le 14^e a montré seulement une régression partielle des phanères. Dès le mois de mai pour certains, début juin pour d'autres, les individus avaient donc récupéré leur champ glandulaire et beaucoup ont émis des spermatophores. Fin septembre, 2 des spécimens ont de nouveau perdu leurs phanères glandulaires, 2 mues après les avoir récupérés.

En résumé, 1, 2 ou 3 intermues sans champ glandulaire, et possibilité d'une seconde élimination des champs glandulaires.

Lot n° 3. 14 spécimens récoltés le 13-X-66, après la perte de leur champ glandulaire, ont été soumis à 10-12° jusqu'au 5-X-67. Pendant cette période, les 8 survivants ont mué 4 à 7 fois (respectivement 1, 5, 1, 1 cas). Ils ont récupéré leur champ glandulaire au complet, après une mue (1 cas), 2 mues (6 cas), 3 mues (1 cas), fin mars début avril. 6 des individus ont alors émis des spermatophores et tous ont conservé leurs champs glandulaires jusqu'à la fin de l'expérience.

En résumé, 1, 2, ou 3 intermues sans champ glandulaire. L'émission de spermatophores peut avoir lieu à 10-12°.

β) 20-22°.

Lot n° 1. 3 Campodés sans champ glandulaire ont été placés à cette température du 6-III-66, jour de la récolte jusqu'au 1-VII-67. Ils ont mué 20 à 24 fois durant ces 16 mois. Après avoir récupéré leur champ glandulaire à la 1^{re} ou à la 2^e mue (soit 15 à 35 jours après le début de l'expérience) ces animaux ont émis des spermatophores en juin et juillet, puis l'émission s'est arrêtée pour tous. 2 des individus ont alors perdu leurs phanères glandulaires au cours du mois d'août soit 5 mues après les avoir réacquis, 2 mues plus tard ils récupéraient leurs phanères et l'émission de spermatophores reprenait en janvier-février pour tous. Ils ont ensuite mué 13 à 15 fois sans perdre leur champ. Le 3^e individu n'a jamais perdu ses poils mais a manifesté par 2 fois une régression partielle de ses phanères.

En résumé 1 ou 2 intermues sans champ glandulaire et 13 à 15 au moins avec champ complet.

Lot n° 2. 15 individus récoltés dans la nature le 15-IX-66, donc sans champ glandulaire, ont été aussitôt placés à 20-22° jusqu'au 5-X-67. Les 10 survivants ont mué 18 à 24 fois pendant ces 13 mois et demi. Ils ont récupéré leur champ glandulaire au complet après 2 mues (4 cas), 3 mues (4 cas), 4 mues (1 cas) ou même 5 mues (1 cas). Au cours du mois de décembre, tous les individus avaient récu-

(1) L'expérience a été interrompue à la suite d'une avarie d'étuve qui a anéanti l'élevage.

péré leurs phanères (alors que dans la nature tous en sont dépourvus) et ont émis des spermatophores dans les mois suivants. Au cours du mois de juin, 3 individus ont à nouveau perdu leurs poils après les avoir conservés pendant 8, 10 ou 12 intermues puis les ont de nouveau réacquis à la mue suivante. Tous les autres ont conservé leur garniture de phanères en permanence, certains d'entre eux ayant manifesté une régression partielle (3 cas).

En résumé 2 à 5 mues sans champ glandulaire, possibilité d'une seconde élimination après 8 à 12 intermues avec champ glandulaire.

c) Conclusion.

Dans la nature les ♂ de *C. remyi* sont pourvus d'un champ glandulaire du 15 mai environ au début du mois de septembre, ce laps de temps correspond à l'activité sexuelle. La disparition des champs se manifeste régulièrement au cours du mois de septembre en 1 mue ou 2 mues, bien qu'à cette époque les températures ne soient pas particulièrement basses (14 à 16° au moins). L'absence de champ correspond à 3 ou 4 intermues au maximum. La réapparition des phanères se fait en général en 1 ou 2 mues.

Le jeûne est sans action sur la disparition des poils glandulaires.

Par rapport à ce qui se passe dans la nature, l'application de températures de 10-12° à des animaux récoltés en été, retarde la disparition des champs glandulaires par suite de l'allongement du 1^{er} intermue, mais avance en général leur réapparition (avril au lieu de mai) car cette température d'expérience est plus élevée que celle qui règne dans la nature en hiver. Quelques individus, sont susceptibles de perdre leurs phanères une seconde fois, 2 mues après les avoir récupérés.

Les températures de 20-22° hâtent très nettement la réapparition des champs glandulaires d'individus prélevés en octobre par suite du raccourcissement des intermues. L'action de ces températures sur des animaux porteurs d'un champ glandulaire au départ, a été omise, nous pouvons toutefois constater qu'après avoir réacquis leurs phanères, certains individus, peuvent les perdre une seconde fois après les avoir conservés durant 8 à 12 intermues, mais beaucoup les conservent semble-t-il. Malgré de nombreuses observations, aucun individu n'a perdu plus de 2 fois son champ glandulaire au cours de sa vie.

La perte et la réapparition des phanères peuvent se manifester entre 10 et 22°, en l'absence de toute variation thermique. Le phénomène paraît donc indépendant de la température qui agit seulement en allongeant ou en raccourcissant les intermues. Il relève certainement d'un mécanisme humoral dont l'origine et l'action sont actuellement hypothétiques.

D) CYCLE SAISONNIER DES GLANDES ANNEXÉES AUX POILS

Les cellules glandulaires correspondant aux phanères involuent peu avant l'élimination des poils, c'est-à-dire courant septembre et seules subsistent 2 ou 3 assises de noyaux épaisses de 15 à 20 μ , appliquées contre l'épiderme (fig. 6 A et pl. I, 1). Cette structure subsistera jusqu'au mois de mars environ. Les testicules sont petits et ne contiennent que des spermatogonies ; on observe toutefois quelques divisions spermatogoniales. A l'approche du

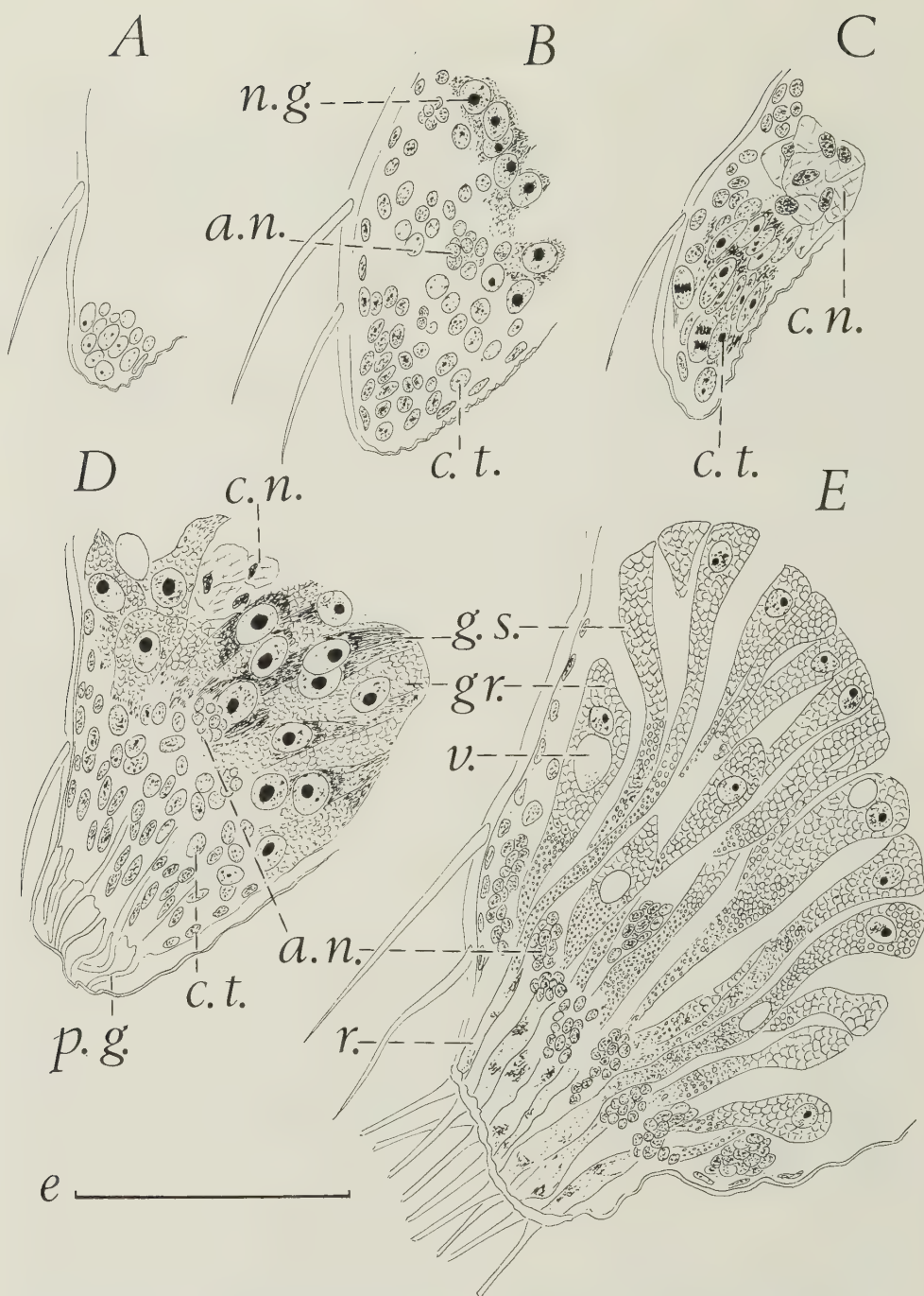


FIG. 6. — *C. remyi*. Evolution des glandes des phanères du sternite. — A. Glandes involuées (hiver). — B. Apparition des noyaux des futures glandes (printemps). — C. Multiplication d'éléments fonctionnelles (été). a.n. = amas de cellules nerveuses; c.n. = cellules nourricières; c.t. = cellules trichogènes; g.s. = glandes sternales; gr. = granules; n.g. = noyaux des futures glandes; p.g. = poils glandulaires; r. = réservoir; v. = vacuole. e = échelle : 50 μ .

printemps, la couche de noyaux est plus importante, elle atteint 40 à 60 μ de hauteur et l'on distingue, dès ce stade, les gros noyaux qui donneront naissance aux futures glandes : situés en profondeur, ils mesurent 6 à 6,5 μ dans leur plus grand axe, leur chromatine est clairsemée et renferme un nucléole rond de 2 à 2,5 μ de diamètre. Le cytoplasme est dense mais peu développé et paraît grossièrement réticulé ; il se colore franchement par le bleu alcian (fig. 6 B). On distingue également les premières ébauches de prolongements cytoplasmiques orientées en direction des futurs poils. Vers la mi-avril, on observe un tassement de tous les noyaux, certains étant 2 à 3 fois plus longs que larges, et l'ensemble du massif cellulaire diminue de volume : il n'atteint plus que 50 à 55 μ de hauteur ; en même temps, une intense activité mitotique se manifeste dans la masse des noyaux en contact avec l'épiderme (fig. 6 C). Il s'agit sans doute de la multiplication des éléments trichogènes. De plus, dans certains cas, des cellules à petits noyaux, remplies d'une sécrétion granuleuse non colorable, coiffent l'ensemble des ébauches des glandes. Début mai, les multiplications ont cessé, les massifs glandulaires apparaissent plus nettement et atteignent 70 à 80 μ de haut (fig. 6 D) ; le cytoplasme s'est accru et s'est vacuolisé, mais les granules de sécrétion ne sont pas encore très apparents. On y décèle des ribonucléines pyroninophiles. Les cellules à petits noyaux et à contenu granuleux incolore dégénèrent, leurs noyaux se pycnosent et leur contenu est libéré entre les cellules glandulaires, peut-être s'agit-il d'éléments nourriciers ; des cellules semblables se retrouvent d'ailleurs à certains moments, au cours de la belle saison. Les testicules sont alors remplis de spermatozoïdes en voie d'achèvement.

Aux environs du 15 mai les cellules trichogènes et tormogènes fonctionnent ; elles occupent une région comprise entre une zone de noyaux allongés, probablement sensoriels, et de petits amas subcirculaires de noyaux ronds d'allure nerveuse ; la partie renflée des cellules glandulaires arrive au contact de ces derniers. Les ébauches des poils glandulaires apparaissent sous la cuticule (pl. I, 2) ; à ce stade, les testicules contiennent des faisceaux de spermatozoïdes non enroulés. Les cellules glandulaires s'allongent insensiblement et se remplissent de nombreux granules de sécrétion (fig. 6 E). Le testicule est alors rempli de pelotons de spermatozoïdes. La structure des éléments glandulaires persiste ainsi durant toute la belle saison, période durant laquelle le testicule est en activité. Toutefois, les cellules glandulaires, bien qu'elles aient conservé les mêmes dimensions, sont à peu près vides de sécrétion en fin d'émission des spermatophores, pendant qu'une nouvelle génération de spermatozoïdes est en cours d'évolution ; on remarque également une diminution d'activité à l'approche de la mue.

Ainsi que nous l'avons déjà mentionné, de rares individus conservent en hiver une partie de leurs poils glandulaires ; les glandes correspondantes persistent, mais sont atrophiées, leur longueur ne dépasse pas 20 à 30 μ , le cytoplasme est réduit et vide de sécrétion, le noyau est petit, 3 à 4 μ dans son plus grand axe, le réservoir est parfois présent (fig. 3 B).

Il existe donc un parallélisme net entre la reprise printanière de l'activité des glandes et la reprise du fonctionnement du testicule.

E) LA DISPARITION DES CHAMPS GLANDULAIRES N'ENTRAÎNE PAS UN RETOUR A L'ÉTAT JUVÉNILE

Chez les adultes d'hiver, les testicules sont au repos, toutefois, on peut observer une multiplication lente, mais continue des spermatogonies, la spermatogenèse ne reprenant nettement qu'au mois de mai. Chez les jeunes larves, les testicules sont inactifs mais, dans la nature au moins, l'apparition des spermatozoïdes correspond à l'acquisition des champs glandulaires. Les ♂ adultes sur le point de réacquérir leurs poils glandulaires et les larves vivant dans la nature, qui vont les acquérir ont donc en commun le fait d'avoir les testicules en spermatogenèse.

Chez les adultes, l'émission des spermatophores suit toujours de près la réacquisition des champs glandulaires. Chez les larves d'élevage à 20-22°, la première émission est bien postérieure à l'acquisition des champs, puisqu'elle se situe entre le 11^e et le 13^e intermue (1). Nous n'avons pas d'indication précise pour les larves vivant dans la nature, mais elles semblent être plus précoces, car les spermatozoïdes sont formés dès l'apparition des champs.

Plusieurs caractères permettent de distinguer les larves, des adultes sans champ glandulaire. La taille de ces derniers est 1,5 à 2 fois supérieure, leur garniture de poils grêles est toujours présente. Bien que les poils a_2 fassent défaut dans les 2 cas, les appendices sont trapézoïdaux et présentent un nombre élevé de poils a_1 (jusqu'à 70); de plus, la papille génitale, toujours plus développée, montre généralement un nombre supérieur de poils à la rosette (15 à 18 contre 14 à 15 au maximum chez les immatures). On peut donc conclure qu'après la perte de leurs poils glandulaires, les adultes d'hiver ne sont pas retournés à l'état juvénile l'existence de caractères sexuels secondaires permanents permet de les différencier avec certitude des ♂ immatures. De plus, les adultes récupèrent leurs champs glandulaires de façon massive, jusqu'à 400 phanères, en une seule mue, alors que les larves les acquièrent de façon progressive, 80 à la fois, au plus.

F) DONNÉES ACTUELLES SUR LA RÉGRESSION DES CHAMPS GLANDULAIRES DANS LE GROUPE

Ce processus de régression ne touche que certaines espèces et 3 jusqu'ici le manifestent avec certitude : *C. remyi*, *C. staphylinus*, qui est voisin du précédent, et *C. sensillifera* qui en est au contraire éloigné (Tableau I). *C. redii* et *C. kervillei* paraissent eux aussi présenter le phénomène de régression périodique. En ce qui concerne *C. redii*, CONDÉ (1956, p. 79) mentionne l'apparition massive de phanères glandulaires chez un individu sur le point de muer. J'ai pu revoir la préparation et, étant donnée la taille de cet exemplaire (4 mm), la présence de poils grêles sur la cuticule dépourvue de poils glandulaires qui va être rejetée et le développement de la papille génitale, il s'agit d'un individu adulte en train de réacquérir son champ glandulaire.

(1) ORELLI signale que la maturité sexuelle se situe vers la 9^e mue chez *C. silvestrii posterior*.

Un *C. kervillei* adulte récolté au col de la Crouzette, 1246 m (Ariège), le 14-V-63 et deux autres récoltés à Saurat (Ariège), le 10-V-63, étaient dépourvus de poils glandulaires tandis que d'autres ♂ récoltés en même temps qu'eux en étaient pourvus. 3 ♂ récoltés à Moulis (Ariège), le 7-II-66 possédaient leurs champs glandulaires. Ces faits, demandent à être réexaminés. Peut-être existe-t-il des variations individuelles ; à moins que la perte des poils ne se manifeste, chez cette espèce, que durant une période plus courte et différente de celle de *C. remyi*.

Malgré de fréquentes observations à partir d'individus de provenances très diverses et récoltés à des époques différentes, je n'ai jamais constaté de régression chez *C. chardardi*, *C. lubbocki*, *C. plusiochaeta*, *C. silvestrii posterior*, *C. pieltaini*, *C. fragilis*. Toutefois, seuls des prélèvements effectués régulièrement tous les 15 jours environ pendant une année permettront de conclure à l'absence de régression. Car il n'est pas impossible de penser qu'un cycle différent de celui de *C. remyi* puisse exister (les résultats présentés dans le tableau I sont donnés à titre provisoire, au moins pour les espèces sans régression). Les conditions écologiques ne jouent certainement aucun rôle puisque *C. remyi* et *C. chardardi* cohabitent dans certaines régions. Il est intéressant de constater que les glandes sternales de *C. chardardi* récoltés à la mi-décembre sont fonctionnelles, le cytoplasme des cellules est bourré de granules colorés en bleu par le bleu alcian, et les réservoirs sont pleins d'une substance colloïde bleutée, les poils contiennent eux aussi de la sécrétion. L'activité des cellules est minimale au moment de la mue. Pendant la mauvaise saison, le testicule ne contient que quelques spermatogonies. Les mêmes observations ont été faites chez *C. lubbocki* et *C. plusiochaeta*.

G) COMPARAISON AVEC LA PÉRIODOMORPHOSE DES DIPLOPODES IULIDES

La disparition saisonnière de caractères sexuels secondaires chez certaines espèces de Campodés est un fait unique chez les Insectes. Les Aptérygotes sont d'ailleurs les seuls Insectes à pouvoir présenter un tel phénomène étant donné qu'ils muent toute leur vie. Un phénomène voisin avait toutefois été découvert dès 1893 par VERHOEFF chez certains Diplopodes Iulides (*Schizophyllum moreleti* Lucas, par exemple). C'est à cette date qu'il introduit dans la littérature le terme de ♂ intercalaire (Schaltmännchen) pour désigner certains ♂ atypiques qu'il définit (1897, 1900) à tort comme des ♂ du dernier stade post-embryonnaire à caractères particuliers, distincts de ceux des pré-adultes normaux. Il les intercale hypothétiquement entre le dernier stade larvaire et le stade adulte, à la place donc du préadulte. Le terme de « périodomorphose » a été créé par le même auteur, en 1923, pour désigner le type de développement suivant : préadulte - ♂ adulte - ♂ intercalaire - ♂ adulte - ♂ intercalaire, etc..., au cours desquels les états de maturité sexuelle sont interrompus par des périodes intercalaires. Le passage d'une forme adulte à une forme intercalaire se fait par régression notamment des gonopodes et de la première paire de pattes. L'état intercalaire sera interprété en 1928-1933 comme un retour « in letzte Entwicklungsstadium » ou « in einen larvalen Zustand ». Depuis les travaux de HALKKA, 1958 et de

SAHLI, 1966 en particulier, il est apparu que l'état intercalaire n'est pas un retour à l'état immature, puisque des différences ont pu être établies entre préadulte et intercalaire. La régression des caractères sexuels secondaires rend les ♂ intercalaires inaptes à l'accouplement. Notons encore qu'une suc-

TABLEAU I

Les nombres indiqués sont les plus élevés de nos observations

	Urosternite I		Appendices			
	Nbre de poils glandulaires	Régression saisonnière	Nbre de Poils a_2	Régression saisonnière	Nbre de poils inter-médiaires	Nbre de Poils a_1
1. <i>C. remyi</i>	500	+	70	+	0	77
2. <i>C. staphylinus</i>	284	+	54	+	0	47
3. <i>C. sensillifera</i>	180	+	46	+	0	56
4. <i>C. chardardi</i>	300	—	32	Tous les inter-médiaires	0	51
5. <i>C. lubbocki</i>	140	—	72	+	0	29
6. <i>C. plusiochaeta</i>	260	—	12	—	12	15
7. <i>C. kervillei</i>	246 (2 champs séparés)	Chez certains	40	+	0	36
8. <i>C. franzi</i>	360		37		0	33
9. <i>C. (P.) suenisoni</i>	500		0		0	70
10. <i>Plusiocampa vandeli</i> ..	20 (2 champs séparés)		♂ 28 ♀ 2 à 5			16
11. <i>Stygiocampa nivea</i> ...	0		0		0	72
12. <i>Litocampa</i> (C.) <i>solomonis</i>	0		18		0	29
13. <i>Lepidocampa</i>	g2 60		0		0	7
<i>giffardi</i> (1)	g1 67		0		0	10
	♀ g1 47					

(1) Nombres donnés par CONDÉ (1958).

cession de 2 et même de 3 formes intercalaires peut avoir lieu avec retour à l'état adulte dans certains cas (SAHLI, 1961, 1966). Chez *Tachypodoiulus albipes*, l'état intercalaire ne semble pas lié à une saison plus qu'à une autre, mais paraît dépendre davantage de l'espèce et du lieu géographique ; les ♂ intercalaires sont cependant plus fréquents en automne qu'au printemps (SAHLI, 1967 a) chez *Schizophyllum* (et notamment *S. sabulosum*) l'état intercalaire, sans être rigoureusement lié à une saison, l'est tout de même assez étroitement dans certaines régions (VERHOEFF *passim*, SAHLI, 1967 b) et en tout cas plus étroitement que chez *T. albipes*.

Le stade intercalaire est-il lié à un repos sexuel ? Certes les ♂ intercalaires présentent, à des degrés divers d'ailleurs, une régression de l'ensemble des caractères sexuels et, par la constitution de leurs gonopodes, ils sont inaptes à l'accouplement ; l'acte sexuel entre un ♂ intercalaire et une ♀ n'a jamais été noté. Toutefois, les recherches d'HALKKA sur *S. sabulosum* ont montré que l'activité des gonades (prophase de la méiose, division de maturation, spermiogenèse) persiste généralement chez des ♂ intercalaires provenant de ♂ adultes. Les canaux déférents renfermant souvent en abondance des spermatozoïdes aussi bien chez les intercalaires de *S. sabulosum* que chez ceux de *T. albipes*. Il y a donc indépendance de ces deux phénomènes.

La régression saisonnière des champs glandulaires chez les Campodés ressemble à la périodomorphose des Diplopodes en ce qu'elle n'affecte que certaines espèces et qu'elle ne touche que des caractères sexuels secondaires. Chez certaines espèces de Diplopodes au moins et dans certaines régions, le phénomène paraît lié plus ou moins étroitement à une saison déterminée ; chez les *C. remyi* vivant en Lorraine, il est lié à la mauvaise saison et couvre 2 à 3 intermues au maximum, mais en élevage, à température constante de 10-12° ou de 18-20°, le phénomène apparaît aussi et peut se manifester durant 1 à 2 intermues. En même temps que leurs phanères glandulaires sternaux les ♂ perdent une catégorie de phanères glandulaires des appendices (a_2) ainsi que nous le verrons plus loin. Simultanément, la papille génitale ne subit pas de modification et les testicules sont toujours au repos, bien que, comme nous l'avons déjà mentionné, on puisse observer des divisions spermatogoniales durant toute la mauvaise saison ; l'activité des gonades ne reprend, chez *C. remyi*, qu'à l'approche de la belle saison, peu avant la réapparition des poils glandulaires.

H) COMPARAISON AVEC L'ÉCOMORPHOSE

L'écomorphose a été mise en évidence par CASSAGNAU (1955) chez certains Collemboles. Il écrit à cette époque qu'elle consiste en « l'apparition de caractères aberrants sous l'effet d'une élévation de température incompatible avec un développement normal des individus ». Le processus « a lieu soit chez l'immature à partir d'un certain seuil de taille, variable suivant les colonies et les espèces, soit, beaucoup plus rarement, chez l'immature et l'adulte à la fois » (CASSAGNAU, 1965) (1).

On constate un arrêt de croissance sans que les mues soient supprimées pour autant. A la faveur de celles-ci, apparaissent des changements importants de la morphologie et du comportement de l'individu. On observe en particulier une dégénérescence des appendices (pièces buccales, furca) et des organes des sens (ommatidies), une hypertrophie ou une réduction des formations tégumentaires, l'apparition de néoformations chitineuses hyperté-
liques (cornes, épines, tubercules).

(1) Il existe une colonie d'*Hypogastrura tullbergi* (CASSAGNAU in litt., déc. 1967) où tous les adultes et tous les jeunes sont écomorphiques.

L'animal qui vit ordinairement en surface, s'enfonce en profondeur, demeure immobile et passe de nombreux mois sans se nourrir dans un milieu à très basse tension d'oxygène. Parallèlement aux transformations externes, on assiste à la dégénérescence du tube digestif et à l'hypertrophie du corps gras qui se gorge d'inclusions albuminoïdes fortement acidophiles. Certains individus subissent une réduction de taille de moitié (CASSAGNAU, 1956 a, 1956 b, 1958).

Au début des recherches, l'influence de la température paraissait déterminante dans l'apparition des écomorphoses : si l'on soumet un individu à une température supérieure à 10° (température critique), il muera sans s'accroître, les mues successives n'ayant pour effet que le remaniement profond de sa morphologie. Un retour aux conditions climatiques normales entraînera un retour à la constitution typique de l'espèce. Cependant, à propos de nouvelles recherches, CASSAGNAU (1965) indique que dans certaines colonies « les écomorphoses semblent se dérouler de façon totalement indépendante des conditions externes : l'apparition des individus écomorphiques et le retour à la forme normale se font dans les conditions optimales sans qu'il y ait le moindre changement des facteurs externes (1).

L'écomorphose apparaît donc comme un phénomène différent de la régression saisonnière manifestée par les Campodés, du fait que d'une part elle affecte surtout les immatures et, chez les adultes, elle ne semble pas toucher les caractères sexuels secondaires et que d'autre part on trouve, dans une même espèce, des colonies réfractaires aux écomorphoses et des colonies où le pourcentage des individus écomorphiques est très faible (CASSAGNAU, 1964). Au contraire, la régression saisonnière ne concerne que les individus en activité sexuelle et frappe tous les représentants de l'espèce dans le cas de *C. remyi* au moins.

En revanche, comme certaines écomorphoses, la régression des champs glandulaires ne semble pas déterminée directement par les facteurs externes, en particulier les températures constantes, basses ou moyennes.

I) POILS GRÊLES NON SÉCRÊTEURS

Ils sont présents chez tous les ♂ et les ♀ pourvus de poils glandulaires sternaux et situés en avant de ces derniers. Dans le cas où le champ glandulaire est interrompu dans la région médiane (*C. rhopalota*, *C. kervillei*), les poils grêles n'existent qu'au niveau des plages glandulaires. Au nombre de 30 à 40 chez *C. remyi*, ils sont répartis sur un à 3 rangs (fig. 4 et 5 A). Ils ne diffèrent des poils banaux que par leur taille plus réduite et leur aspect plus grêle. Chez la larve, ils apparaissent le plus souvent en même temps que les poils glandulaires ; toutefois, ils peuvent apparaître avant ces derniers (1 cas chez *C. remyi*) ou après eux (1 cas chez *C. plusiochaeta*). Ils sont permanents comme les autres phanères non glandulaires.

(1) Chez certaines espèces (ex. *Hypogastrura tullbergi* CASSAGNAU in litt. (déc. 1967), les modalités d'apparition de l'écomorphose varient avec les populations, certaines sont écomorphiques à 100 %, d'autres au contraire, ne le sont pas du tout ; entre ces 2 extrêmes, il existe de nombreux intermédiaires.

III. — CARACTÈRES SEXUELS DES APPENDICES

Les appendices s'articulent sur les portions latérales du sternite qui ne portent jamais de poils glandulaires. La zone d'articulation appartient sans doute aux coxites qui ont fusionné avec le sternum (= coxosternite).

A) FORME

Les appendices du ♂ de *C. remyi* sont nettement différents de ceux de la ♀ ; ils présentent une dilatation interne très nette qui leur confère une forme trapézoïdale (fig. 5 B). Cette dilatation, acquise progressivement au cours du développement postembryonnaire, persiste durant toute la vie. Cependant, les appendices se dilatent davantage pendant la période d'activité sexuelle au moment où les poils a_2 apparaissent et se développent en une plage subtriangulaire séparant les phanères a_1 des soies ordinaires de revêtement ; en même temps, les glandes a_2 croissent et deviennent très volumineuses contribuant à gonfler l'appendice. Les appendices des femelles sont subcylindriques. Chez les ♂ adultes des autres espèces, il existe tous les intermédiaires entre des appendices subcylindriques, identiques à ceux des ♀ et des larves, et des appendices dilatés.

B) POILS GLANDULAIRES a_1 et a_2

Il existe 2 catégories bien distinctes de phanères glandulaires sur la région apicale des appendices. Les uns, que nous appellerons a_1 , sont communs aux deux sexes et persistent durant toute la vie de l'animal ; les autres, désignés par a_2 , sont propres aux ♂ et régressent périodiquement, en même temps que les poils de la marge du sternite (fig. 2 et 4).

- Poils a_1 (fig. 5).

Ce sont des poils subconiques, creux, ouverts à l'apex, qui occupent le bord apical de l'appendice. Ils atteignent 15 à 20 μ de long (les antérieurs étant les plus courts) et 2,3 à 2,7 μ de diamètre près de l'embase ; leur nombre augmente progressivement au cours du développement postembryonnaire : la larve I en compte 5 à 7 seulement, les ♀ en ont une quarantaine et les ♂ jusqu'à 77 ; ils sont disposés sur 4 ou 5 rangs au maximum.

Présents chez toutes les espèces, ils peuvent présenter quelques variations de taille et de forme, ou même de distribution ; il y en a 2 rangs seulement chez *C. kervillei* ♂ et jusqu'à 10 rangs chez *Stygiocampa nivea* ♂.

- Poils a_2 (fig. 4).

Ils diffèrent des a_1 non seulement par leur forme, mais aussi par le fait qu'ils disparaissent en même temps que les poils sternaux. De plus, les glandes qui leur correspondent ont une structure propre.

Faisant suite aux a_1 , ils s'étendent jusqu'à mi-hauteur de l'appendice

environ et couvrent une surface à peu près triangulaire. La grande base de ce triangle est au contact de la dernière rangée de poils a_1 et le sommet s'insinue entre les premiers poils banaux. Comparés aux a_1 , leur embase est plus petite, leur diamètre plus faible et leur forme différente ; ils sont en effet subcylindriques au départ, légèrement élargis en région moyenne, et coniques à leur apex. Ils mesurent 16 à 18 μ de long, sur 1,5 μ de diamètre à la base. Chez l'adulte en activité sexuelle, leur nombre peut dépasser 70 par appendice : un ♂ ayant été soumis à 12° pendant 10 mois en présentait 96.

Les poils a_2 offrent en outre d'autres particularités intéressantes. Tout d'abord, ils n'existent pas chez toutes les espèces ; *C. (P.) suenoni*, *P. (S.) nivea*, *L. giffardi* en sont dépourvus, par exemple, mais leurs caractères sont à peu près constants chez toutes celles qui en possèdent. D'autre part, ils sont susceptibles d'apparaître en petit nombre chez certaines ♀ : 2 à 5 chez *P. vandeli* alors que les ♂ de cette espèce en possèdent 23 à 28 ; les ♀ de toutes les autres espèces étudiées n'ont que des poils a_1 . Nous verrons que l'histologie des glandes correspondant aux poils a_2 diffère nettement de celle des a_1 et rappelle un peu celle des poils glandulaires du sternite.

REMARQUE. — Chez le ♂ et la ♀ de *C. plusiochaeta*, j'ai observé un 3^e type de poils glandulaires implantés entre les a_1 et les a_2 (fig. 2 D) et que j'ai nommé a_1 . Ils sont assez grêles, relativement courts (12-13 μ) et régulièrement acuminés. Leur nombre maximum est d'une douzaine environ, répartis sur une ou 2 rangées. Chez le ♂, ils apparaissent chronologiquement avant les a_2 (ces derniers manquent toujours chez la ♀). Les a_1 représentent sans doute une variété des phanères a_2 ; chez certains ♂ en effet, il est parfois difficile de les différencier de ces derniers. De plus, les glandes qui leur correspondent n'ont pu être distinguées de celles des a_2 .

C) HISTOLOGIE DES GLANDES ANNEXÉES AUX POILS

1) Glandes des poils a_1 .

a) *C. remyi*.

A chacun de ces poils correspond un complexe cellulaire comprenant une longue cellule glandulaire pouvant atteindre 100 à 120 μ de long et, à la base de celle-ci, une vésicule coiffée d'un noyau reliée à la paroi de l'appendice par un tractus cytoplasmique (fig. 7 D et 8). Les corps des cellules glandulaires sont parallèles les uns aux autres et débordent largement dans le sternite ; l'apex, généralement renflé, contient le noyau. Celui-ci est rond ou ovale et atteint 8 μ dans son plus grand axe. Sa chromatine assez clairsemée entoure un nucléole rond de 2 à 2,5 μ de diamètre. Tout le cytoplasme de la cellule est uniformément rempli de granules de sécrétion circulaires prenant fortement l'hémalum acide de Masson (pl. I, 4). Ces mêmes granulations se colorent parfois en bleu sombre par le bleu alcian, en particulier lorsque la cellule est presque vide ; leur diamètre ne dépasse généralement pas 1 μ . Au voisinage du noyau, on rencontre de façon constante un petit amas de sécrétion de 5 à 6 μ de diamètre, fortement colorable par le bleu alcian. C'est peut-être à ce niveau que se forment les granulations. Un peu avant l'embase du poil, il existe une petite dilatation due à l'accumulation d'une ou de plusieurs

grosses gouttes de sécrétion condensée (fig. 7 A et B) dont la dernière s'étire en direction de la lumière du poil dans laquelle on retrouve une fine poussière brun-rouge. La vésicule basale, longue d'une vingtaine de microns et large

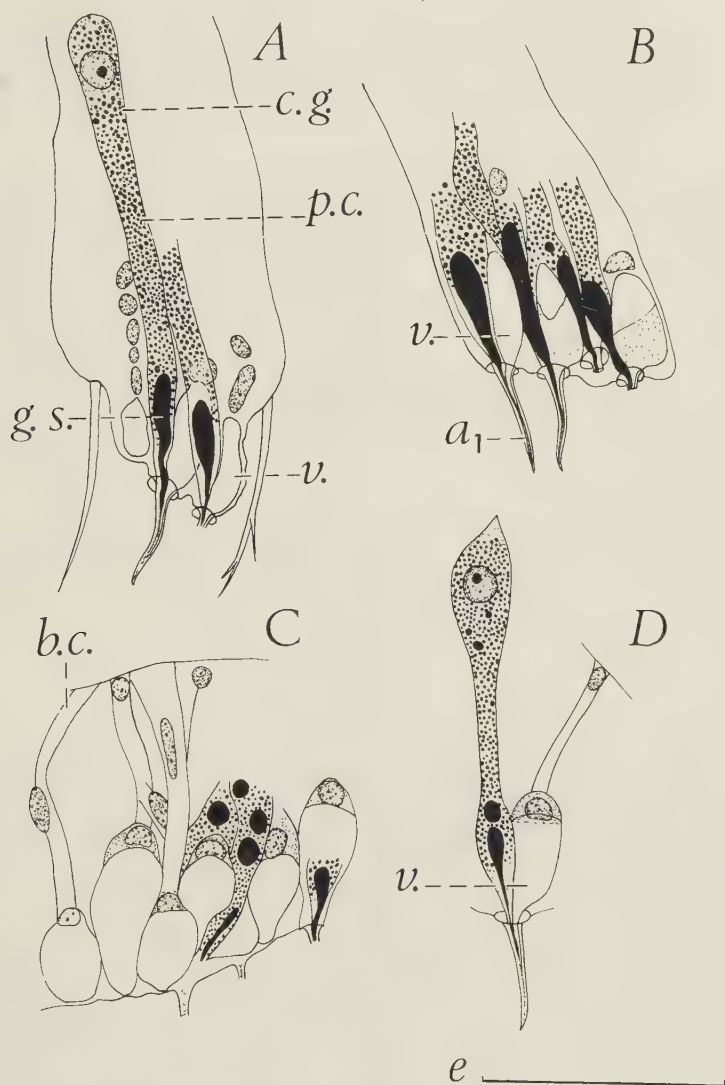


FIG. 7. — *C. remyi*. — A et B. Appendices en coupe longitudinale montrant les complexes glandulaires des poils a_1 . — C. Coupe transversale de l'appendice (les vésicules basales coiffées du noyau et la bride cytoplasmique sont visibles). — D. Reconstitution schématique d'un complexe glandulaire. a_1 = poils glandulaires distaux; b.c. = bride cytoplasmique; c.g. = cellule glandulaire des a_1 ; g.s. = gouttelette de sécrétion; p.c. = prolongement cytoplasmique; v. = vésicule coiffée du noyau.
e = échelle : 50 μ .

de 10 μ environ, est coiffée d'une calotte de cytoplasme au centre de laquelle se trouve un noyau lenticulaire de 4 à 5 μ dans son plus grand axe, l'ensemble est relié à la région dorsale de l'appendice par une bride cytoplasmique (fig. 7 C). Au niveau de l'embase du poil un canalicule très court s'échappe de la vésicule et se dirige vers la lumière du poil qu'il suit jusqu'à son apex. Ces vésicules paraissent vides, on y rencontre quelquefois une gouttelette de substance homogène colorée en rose-rouge pâle. Peut-être assurent-elles une certaine turgescence de l'appendice concurremment avec une grosse lacune hémocoelienne située sur la face dorsale de l'appendice et favorisent-elles peut-être aussi l'évacuation de la sécrétion.

Chez un individu sexuellement mûr sur le point de muer, les vésicules basales sont inapparentes, la région apicale des cellules glandulaires est toujours dilatée et remplie de granules, les amas colorables au bleu alcian paraissent un peu plus volumineux, par contre les prolongements cytoplasmiques sont devenus très grêles et ne contiennent que peu ou pas de granules ; les gouttelettes basales sont éliminées avec la vieille cuticule.

Chez les ♀, les complexes glandulaires sont très comparables à ceux du ♂. Ces glandes ne débordent que rarement dans le sternite et les granulations cytoplasmiques paraissent un peu moins nombreuses et légèrement moins colorables.

b) *Variations interspécifiques.*

Les glandes ont été examinées chez *C. chardardi*, *C. lubbocki*, *C. kervillei*, *C. pieltaini*, *C. (P.) ribauti*, *C. (P.) suenisoni* ; chez tous, il y a uniformité de structure. Toutefois, chez *C. lubbocki*, les granules se colorent en bleu foncé par le bleu alcian et sont, dans l'ensemble, plus petits.

2) **Glandes des poils a_2 .**

a) *C. remyi.*

Chaque poil est relié à une longue cellule glandulaire possédant un réservoir en contact avec l'embase, comparable à celui des glandes sternales, mais le cytoplasme renferme un contenu pulvérulent (fig. 8). Ces glandes sont situées au voisinage de celles des poils a_1 et appliquées contre la face sternale de l'appendice, les corps cellulaires débordent largement dans la région ventrale du sternite jusqu'à atteindre sa limite antérieure (pl. I, 4).

La cellule glandulaire est longue et grêle, atteignant jusqu'à 150 μ de long ; sa région apicale, légèrement renflée, atteint 5 à 12 μ de diamètre et renferme le noyau, rond ou ovoïde, parfois échancré, atteignant 8 à 9 μ dans son plus grand axe et 5 ou 6 μ dans le plus petit. La chromatine est peu dense et le plus souvent finement granuleuse : le nucléole est rond et mesure 2 à 2,5 μ de diamètre. Le cytoplasme, peu développé, présente 1 ou 2 vacuoles généralement vides et renferme de très fines granulations. A cette région apicale renflée fait suite un prolongement cytoplasmique long et grêle, de 1 à 3 μ de diamètre, qui s'élargit au niveau de l'embase du poil pour former le petit réservoir mentionné plus haut. Lorsque la cellule est active, il est rempli d'une substance homogène colorée en bleu vert.

b) *Variations interspécifiques.*

Les glandes ont été observées chez *C. chardardi*, *C. kervillei*, *C. lubbocki*, *C. (P.) suenisoni*. Dans tous les cas, les cellules ont le même aspect : leur



e 

FIG. 8. — *C. remyi*. Coupe longitudinale d'un appendice. a_1 = poils glandulaires distaux. a_2 = poils glandulaires proximaux. a.s.b. = amas de sécrétion coloré en bleu; c.g. a_1 = cellules glandulaires des a_1 ; c.g. a_2 = cellules glandulaires des a_2 ; gr. = granules; g.s. = gouttelette de sécrétion; r = réservoir des glandes a_2 ; v. = vésicule.
e = échelle : 50 μ .

taille, les dimensions de leurs noyaux ne varient que dans des limites assez étroites. Toutefois, chez *C. lubbocki*, le contenu cytoplasmique est nettement granuleux et peu colorable (fig. 3 D), ce qui fait ressembler ces glandes aux glandes sternales de *C. remyi*.

D) CYCLE SAISONNIER DES PHANÈRES ET DE LEURS GLANDES

1) Phanères et glandes a_1 .

Les phanères glandulaires a_1 sont présents dès le stade I et persistent toute la vie durant ; il en est de même pour les glandes correspondantes. Toutefois, ces dernières ne manifestent pas toujours la même activité au long de l'année. Chez la plupart des individus, elles fonctionnent toute l'année ; toutefois, le nombre des granules est réduit pendant la mauvaise saison. Du début du mois de février au début du mois d'avril environ, l'activité glandulaire est encore plus faible ; les cellules sont tassées, les noyaux peu apparents, les granules en nombre très réduit se localisent uniquement dans le cytoplasme périnucléaire ; faute de granules, les prolongements cytoplasmiques sont inapparents ; une grosse lacune hémocoelienne occupe souvent une bonne partie de l'appendice. Cette baisse d'activité, de durée relativement longue, correspond très certainement à l'approche d'une mue qui se produira, pour certains au moins, début avril. Le fonctionnement des glandes reprend ensuite jusqu'au début du mois de mai, époque à laquelle on assiste à nouveau à une diminution de l'activité des glandes. Cette nouvelle baisse est en rapport avec la mue qui, vers la mi-mai, amènera la réapparition des caractères sexuels secondaires. Pendant la belle saison, l'activité des glandes sera maximale avec toutefois un arrêt momentané à l'approche de chaque mue.

En résumé, les glandes des poils a_1 fonctionnent pendant l'intermue et entrent en repos momentané à l'approche de la mue. D'autre part, leur activité la plus intense se situe pendant la période estivale qui correspond à l'activité sexuelle des animaux.

2) Phanères et glandes a_2 .

a) *C. remyi*.

Les poils a_2 apparaissent chez les larves ♂ de la nature généralement en même temps que les poils sternaux et plus tard chez les larves d'élevage (après le stade VI). Peu nombreux au début (1 à 5), leur nombre ira en augmentant au cours des mues suivantes. Ces phanères subissent une régression temporaire en même temps que les poils glandulaires sternaux. Lorsque les phanères sont éliminés, les glandes correspondantes involuent et réapparaîtront un peu avant les poils. La récupération des poils a_2 a lieu en même temps que celle des poils sternaux, lorsque cette dernière est massive, mais avec une mue de retard lorsque la réapparition des poils sternaux est faible.

b) *Autres espèces*.

Le même phénomène se produit chez d'autres espèces qui perdent périodiquement leurs poils sternaux ; *C. staphylinus*, *C. sensillifera*, *C. kervillei*,

C. redii. On l'observe aussi chez *C. lubbocki*, *C. fragilis* et *C. chardardi* qui conservent tous trois leurs poils sternaux. Les deux premiers perdent leurs a_2 en totalité, tandis que le troisième les perd à des degrés très divers. Par contre, les a_2 sont permanents chez *C. plusiochaeta*. Lorsqu'ils sont présents, les glandes correspondantes sont en activité.

Les espèces qui perdent leurs poils sternaux, perdent en même temps leurs poils a_2 ; au contraire, celles qui conservent leurs poils glandulaires sternaux, conservent aussi leurs a_2 ou bien les perdent en partie ou en totalité. Par conséquent, les phanères glandulaires a_2 seraient plus sensibles que les poils sternaux à l'action des facteurs qui déterminent la perte saisonnière des phanères glandulaires ; à moins que chaque catégorie de poils ne soit sous l'action d'un facteur propre, ce qui paraît assez improbable.

E) ABLATION DES APPENDICES

L'ablation des appendices à l'aide de ciseaux à iris n'entrave pas l'émission des spermatophores ; elle est en général suivie d'une régénération étalée sur 2 ou 3 mues ; les régénérats sont un peu plus petits que les appendices normaux, mais sensiblement de même forme ; les poils glandulaires a_1 et a_2 réapparaissent à leurs places respectives ; toutefois, nous avons noté quelques anomalies : apparition d'un macrochète sur l'appendice qui normalement n'en porte jamais, apparition de phanères a_2 sur la portion latérale interne de l'appendice et surtout apparition de 2 phanères a_2 sur le territoire du sternite qui borde la naissance de l'appendice et qui n'en possède jamais.

IV. CARACTÈRES SEXUELS DU HUITIÈME UROSTERNITE

Le 8^e urosternite de *C. remyi* présente un dimorphisme sexuel dans sa forme et sa chétotaxie ; bien que discret, il est absolument indubitable et, fait remarquable, s'exprime déjà partiellement chez la larve I.

♂ *adulte*. La forme du sternite est sensiblement trapézoïdale. La distance séparant les 2 macrochètes est égale à la moitié environ de la largeur maximale du sternite. Il n'existe aucun phanère en arrière de la ligne qui joint les embases des 2 macrochètes (fig. 11 I).

♀ *adulte*. Le sternite est ovale. L'espace séparant les 2 macrochètes est plus important que chez les ♂, atteignant les 2/3 de la plus grande largeur du sternite. Il existe des phanères en arrière de la ligne qui joint les embases des 2 macrochètes (fig. 11 H) :

- 11 à 14 phanères, légèrement plus grêles que les soies de revêtement voisines, forment une rangée transverse rectiligne. En dehors de cette rangée, et parfois un peu en avant des macrochètes, on rencontre 2 à 5 phanères de même type.

- 3 à 8 très courts phanères forment une petite plage en arrière de chaque macrochète et du côté interne de chacun d'eux. Dans cette plage, il peut

exister un à 3 phanères plus longs qui se sont développés à la place d'un petit phanère.

Larve I. Il est possible dès ce stade de distinguer les ♂ des ♀, bien qu'ils ne possèdent pas encore d'ébauche génitale externe. Les larves se répartissent, en effet, en 2 catégories : celles dont la plaque sternale VIII ne porte que les 2 macro-

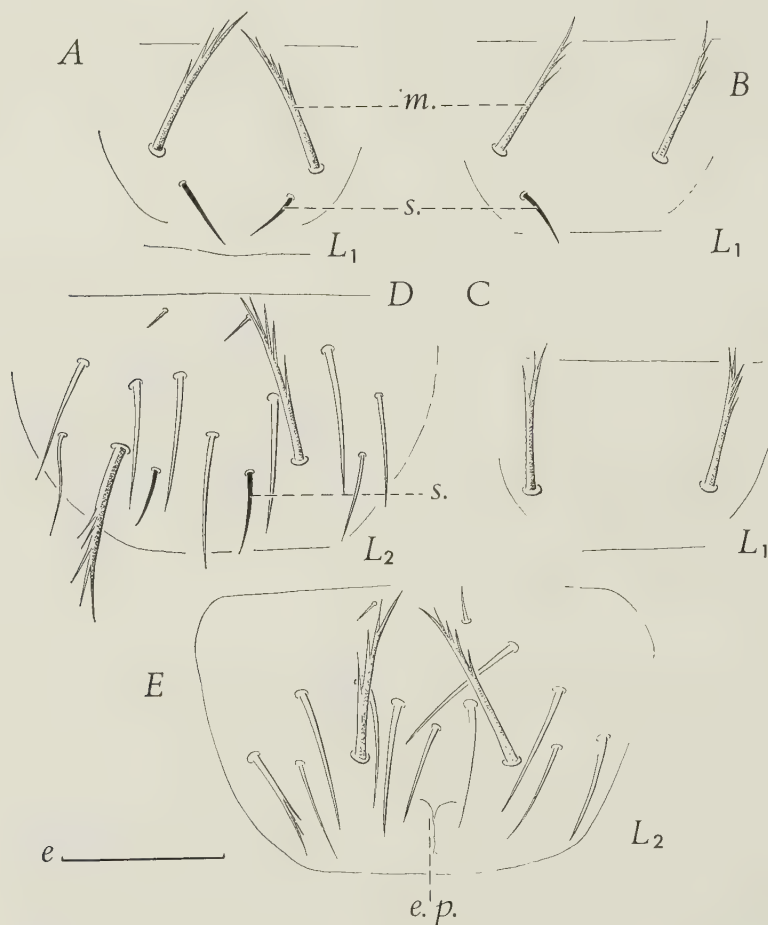


FIG. 9. — *C. remyi*. — A à C : larve I. — A. Larve ♀ à 2 soies. — B. Larve ♀ à 1 soie. — C. Larve ♂ sans soie. — D et E : larve II. — D. Larve ♀. — E. Larve ♂. e.p. = ébauche de papille ♂ ; m. = macrochète ; s. = soie (en noir). e = échelle : 50 μ .

chètes (fig. 9 C) et celles qui ont en plus 2 soies symétriquement disposées, situées en arrière de la ligne qui joint les 2 macrochètes (fig. 9 A), et plus près du plan sagittal qu'eux. Quelques larves possèdent une seule de ces soies, située sur la moitié droite ou gauche (fig. 9 B); il semble que la soie symétrique ne soit pas apparue et nous placerons ces larves à 1 soie dans la même catégorie que celles

qui en portent 2. Les larves pourvues de soies sont plus nombreuses (61 %) que celles qui en sont dépourvues (39 %), pourcentage assez proche de celui des ♀ adultes (56 %) par rapport à celui des ♂ adultes (44 %) (1). Le nombre d'articles antennaires est le même chez les 2 types de larves, le plus souvent 23 articles (61 cas), plus rarement 22 ou 24 articles (5, et 14 cas). L'article terminal montre assez souvent une ébauche de division en deux articles mais, dans ces cas, il n'a été



FIG. 10. — *C. remyi*. Larve III. — F. Larve ♀. — G. Larve ♂ ; e.p. = ébauche de papille ; s. = soie (en noir).
e = échelle : 50 μ .

compté que pour un. Toutes les larves I ont sensiblement les mêmes dimensions (1 mm 65 de long en moyenne pour les larves à 2 soies, 1 mm 56 pour les larves sans soie).

(1) Ces pourcentages ont été calculés à partir d'une cinquantaine de larves I et de 1664 adultes.

Larve II. On distingue encore les deux types précédents. Les larves sans soies (fig. 9 E) présentent le plus souvent une ébauche d'orifice génital, représentée par une petite fente ou une échancrure sagittale dont les bords latéraux font parfois légèrement saillie. Les larves pourvues de soies ne montrent aucune différenciation. Les antennes ont le même nombre d'articles que chez les larves I, soit 23 en moyenne. Les dimensions ne permettent pas de distinguer 2 types de larves.

Larve III. Les différences s'accroissent. On retrouve des larves sans soie à papille génitale déjà bien ébauchée, avec un petit mamelon fendu, glabre ou entouré d'1 à 5 phanères dont les 2-3 plus courts doivent représenter la future rosette des ♂ (fig. 10 G). Les larves avec 2 soies sont encore dépourvues de papille (fig. 10 F). Sur coupe, on distingue les gonades localisées au niveau des segments 3 et 4. Une ébauche interne de tractus génital est déjà bien avancée, mais ne permet pas encore de reconnaître le sexe de l'animal. Aucune trace de cellule glandulaire sternale n'est visible. L'antenne a acquis un, ou parfois 2 articles supplémentaires (24 ou 25).

Larve IV. La rosette apparaît nettement chez les ♂, entourant les ébauches des valves, elle compte jusqu'à 12 poils et un nombre égal de phanères plus longs se trouve sur le reste de la papille. Aucune larve ♂ n'a de soie sur le sternite VIII en arrière des macrochètes. Les premiers poils glandulaires sternaux apparaissent (observation également faite par ORELLI chez *C. silvestrii posterior*). Les larves de la seconde catégorie ont maintenant 2 à 7 soies en arrière des macrochètes ; le plus souvent elles sont encore dépourvues d'ébauche de papille génitale, mais dans 2 cas, volets et tubercules sont très nets et pourvus de petits phanères (2 + 2 et 1 + 1).

Larve V. C'est à ce stade que l'ébauche de papille ♀ apparaît régulièrement sous forme de 2 volets portant chacun 1 ou 2 courtes soies et d'un tubercule. La papille génitale des ♀ apparaît donc une mue au moins après celle des ♂ (une ou 2 mues après selon ORELLI).

Les soies postérieures du sternite VIII, qui feront toujours défaut chez les ♂ (fig. 11 I) augmentent progressivement en nombre chez les ♀ jusqu'à l'âge adulte (fig. 11 H).

Ces observations démontrent que la chétotaxie du sternite VIII des Campodéidés est modifiée par le sexe du porteur. Les soies supplémentaires de la ♀ sont les homologues d'une partie de la plage pileuse décrite chez les ♀ d'*Hemicampa* ; celle-ci comporte en effet un rang postérieur, situé en arrière des macrochètes, dont les phanères sont un peu plus épais et surtout mieux alignés. L'absence d'autres soies de revêtement chez *Hemicampa* rend ce dimorphisme très apparent, tandis qu'il est atténué par l'ensemble de la chétotaxie chez *Campodea* ; toutefois, sa valeur reste la même et, une fois mis en évidence, il n'est plus d'hésitation possible à son sujet.

V. — RÉSUMÉ DU PREMIER CHAPITRE

La régression saisonnière de phanères glandulaires chez *C. remyi* est le fait le plus original de ce chapitre. Ce phénomène, nouveau chez les Insectes, mais rappelant certaines modifications cycliques décrites chez les Diplopodes (périodomorphose) se traduit par la perte de tous les poils glandulaires de la marge postérieure du premier urosternite et des poils a_2 des appendices, à la fin de l'été. La réapparition des phanères a lieu au cours du mois de mai, en une ou deux mues. Les glandes correspondantes involuent en même temps

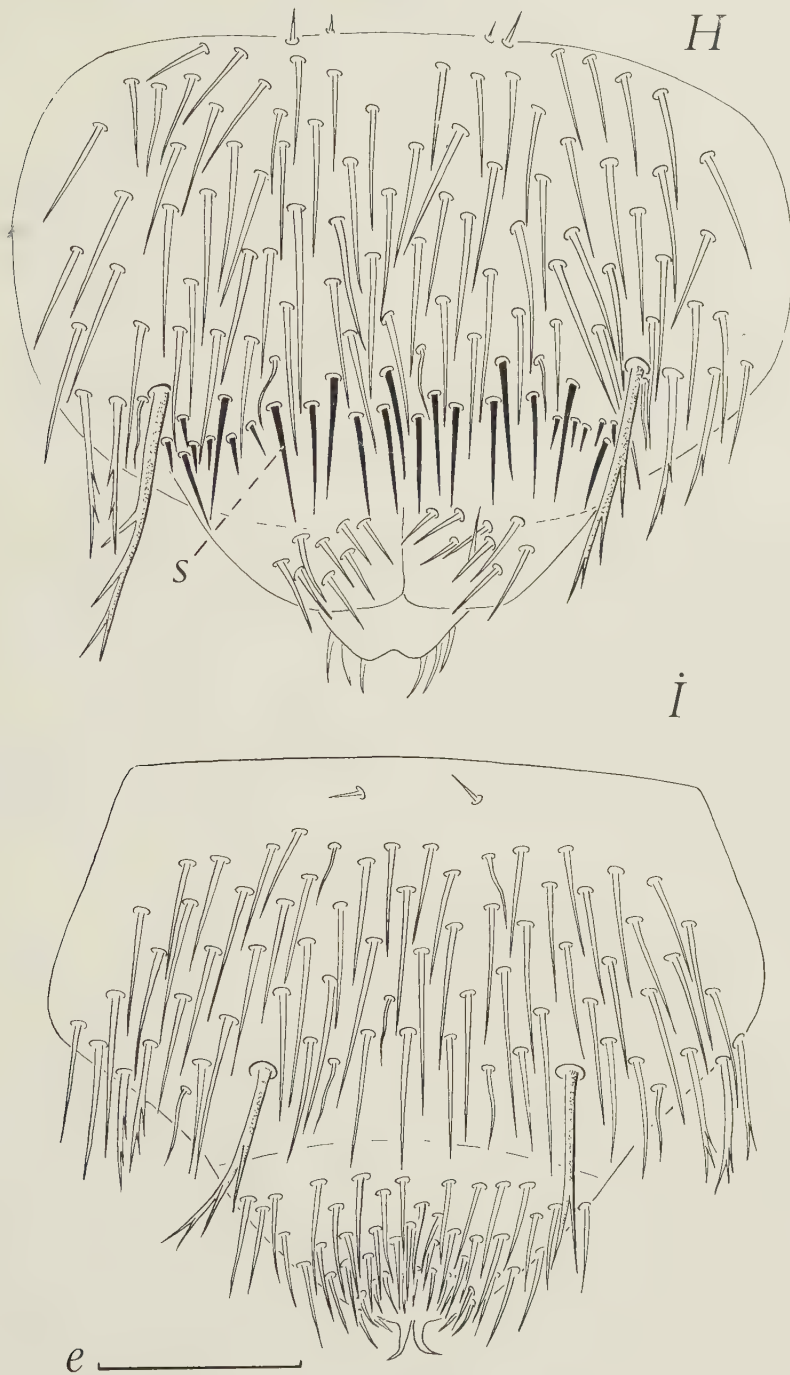


FIG. 11. — *C. remyi*. — H. 8^e urosternite d'une *♀*. — I. 8^e urosternite d'un *♂*.
s. = soies de la *♀* (en noir).
e = échelle : 50 μ .

que les phanères disparaissent et se redéveloppent peu avant la réapparition de ceux-ci.

Le jeûne est sans action sur le processus et la température n'en modifie que la durée en rapprochant ou en espaçant les mues.

La perte des phanères ne correspond pas à un retour à l'état larvaire ; des différences nettes subsistent entre les adultes privés de champ glandulaire et les larves. Les quelques espèces connues, chez lesquelles le phénomène de régression se manifeste et celles où il n'apparaît jamais ont été mentionnées.

Les testicules sont au repos quand les poils et leurs glandes sont absents ; ils redeviennent actifs dès la réapparition printanière des phanères et le restent tout l'été.

CHAPITRE II

TRACTUS GÉNITAL ET SPERMATOGENÈSE

L'appareil génital de *Campodea* a été sommairement décrit par MEINERT (1865) et GRASSI (1888). CARPENTER (1916) étudie l'appareil génital de *Lepidocampa* qui se révèle d'ailleurs identique à celui de *Campodea*. MARTEN (1939) fait le point des connaissances acquises, mais n'apporte que peu de précisions nouvelles. Plus récemment, SCHLIWA (1965) décrit la musculature.

Je rappellerai tout d'abord, en la précisant, la structure de l'appareil génital ♂. Puis, je suivrai l'évolution des gonades au cours du cycle annuel, en m'attachant particulièrement à la genèse des faisceaux de spermatozoïdes. Je terminerai par l'étude détaillée des spermatophores chez *C. remyi* et chez quelques autres espèces, je les comparerai à ceux de divers autres groupes d'Arthropodes.

I. — STRUCTURE

A) STRUCTURE D'ENSEMBLE

Chez un ♂ adulte, les 2 testicules s'étendent du premier au huitième segment abdominal. Ils sont parallèles à l'intestin qu'ils longent latéralement et un peu dorsalement. Ils ont la forme de sacs allongés, rétrécis et arrondis à leurs extrémités ; quelques fibres musculaires les relient aux parois du corps. En fin de spermatogenèse, leur volume est tel qu'ils sont contigus sur la plus grande partie de leur longueur. Extérieurement, ils sont limités par une mince membrane basale sur laquelle repose l'épithélium testiculaire dont l'épaisseur et la structure varient considérablement au cours de la spermatogenèse. Un court canal déférent prolonge l'extrémité postérieure de chaque testicule et se dirige ventralement et obliquement pour se jeter dans un large canal éjaculateur médian situé sous les connectifs issus de la septième et dernière paire de ganglions abdominaux. Il n'existe pas de vésicule séminale et les faisceaux de spermatozoïdes sont stockés dans la lumière du testicule.

Le canal éjaculateur (fig. 12 et 13) débouche au sommet d'un tubercule médian faisant saillie au bord postérieur du huitième sternite. Il n'existe pas de pénis; le gonopore est entouré de quatre valves subtriangulaires non jointives, acuminées, dont la base est circonscrite par une rosette de soies courtes (une vingtaine au maximum chez *C. remyi*) dont les premières apparaissent au stade larvaire III. Les valves coupées transversalement au niveau de leur région moyenne ont une section subtriangulaire, l'arête interne étant creusée d'une gouttière. Ces valves ne sont pas muscularisées.

B) CANAUX DÉFÉRENTS

Les canaux déférents sont courts et larges: 60 à 80 μ de long sur 25 à 35 μ de diamètre (fig. 12 B). Ils sont constitués d'une unique assise de cellules à petits noyaux ne présentant aucun caractère sécrétoire. Chaque canal est doublé extérieurement de fibres musculaires longitudinales qui se prolongent sur la base du testicule où elles s'insèrent. Ces fibres sont très bien visibles au niveau du testicule quand il est dilaté par la présence de faisceaux de spermatozoïdes. Contrairement à l'affirmation de SCHLIWA (p. 504), il n'y a pas de muscles circulaires.

Au point d'abouchement des canaux déférents avec le canal éjaculateur, deux gros muscles (m c) insérés du côté externe, en partie sur la base du canal déférent et en partie sur le canal éjaculateur, se rendent au bord latéro-postérieur du VIII^e segment. L'insertion de ces faisceaux sur la paroi du canal éjaculateur détermine deux bourrelets internes capables d'en fermer l'origine. Ces muscles, en se contractant, ouvrent sans doute le passage entre le canal déférent et le canal éjaculateur, contrôlant ainsi l'admission des faisceaux de spermatozoïdes. Il est possible qu'ils fassent également saillir le tubercule génital. Ces muscles avaient été décrits par MARTEN, mais non retrouvés par SCHLIWA.

C) CANAL ÉJACULATEUR

C'est un conduit rectiligne, long de 140 à 150 μ , de section elliptique mesurant au plus 70 μ de haut et 40 μ de large (fig. 12 et 13), à lumière réduite à une fente verticale, dans lequel on distingue deux régions nettement séparées. L'une s'étendant de la jonction des canaux déférents jusqu'à la base du tubercule médian, l'autre correspondant au tubercule.

La première est une portion très muscularisée, tapissée par un épithélium prismatique revêtu d'une mince cuticule qui s'épaissit le long des faces dorsale et ventrale du conduit pour former une sorte de bourrelet (fig. 12 A et C) présentant les affinités tinctoriales de l'exocuticule. Les parois latérales sont constituées par un épithélium prismatique élevé, non sécrétoire, qui s'aplatit considérablement au niveau du bourrelet chitineux. L'épithélium repose sur une basale doublée extérieurement par un manchon continu de fibres circulaires (m ci) (fig. 12 C), auxquelles s'ajoutent de très rares fibres longitudinales le long du bourrelet chitineux. Vers la base du tubercule, les fibres circulaires forment un anneau plus épais.

La formation chitineuse sagittale (bourrelet) est de section subtriangulaire, la base s'appliquant contre l'épithélium et l'arête faisant saillie dans la lumière du conduit. Elle débute, face dorsale, dès la base du tubercule,

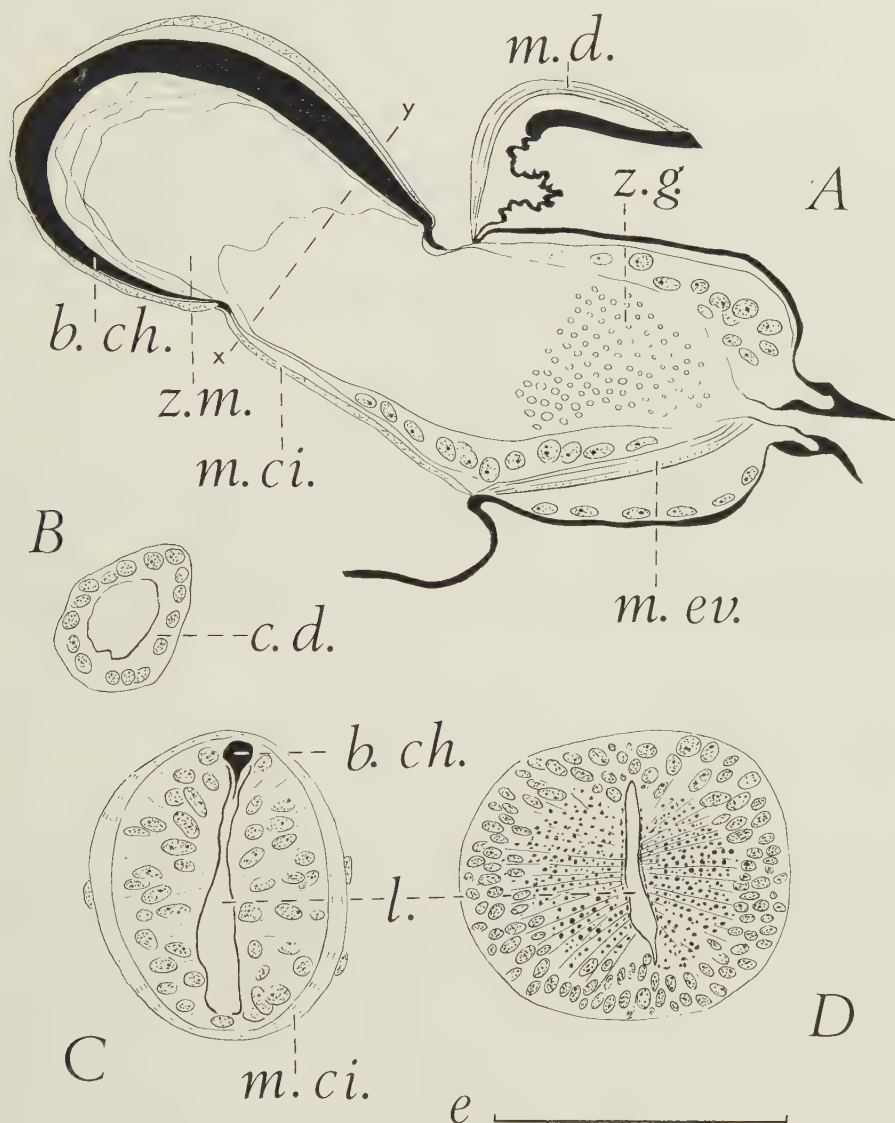


FIG. 12. — *C. remyi*. — A. Canal éjaculateur en coupe longitudinale. — B. Canal déférent en coupe transversale. — C. Zone musculaire, en coupe transversale (coupe suivant x y). — D. Zone d'arrivée des glandes annexes, en coupe transversale. b.ch. = bourrelet chitineux ; c.d. = canal déférent ; l. = lumière ; m.ci. = muscles circulaires ; m.d. = muscle dorsal ; m.ev. = muscles en éventail ; z.m. = zone musculaire ; z.g. = zone d'arrivée des glandes annexes.
e = échelle : 50 μ .

s'infléchit suivant le fond du canal et revient face ventrale jusqu'à la moitié environ de la longueur de la zone muscularisée du conduit. C'est au fond du canal éjaculateur que le bourrelet atteint ses dimensions les plus importantes : 10 à 16 μ de large sur 11 à 20 de haut. Son rôle exact n'est pas élucidé, il doit donner une certaine rigidité à cette partie du canal et compenser l'action des muscles circulaires, peut-être joue-t-il aussi un rôle dans l'éjection du spermatophore. Il s'élimine à chaque mue comme la cuticule du canal éjaculateur et des canaux déférents.

Dans la portion correspondant au tubercule, le conduit est de section subcirculaire (environ 60 μ de diamètre). Ses parois latérales sont très épaisses (fig. 12 D). Vers l'extérieur, on rencontre de nombreux noyaux tandis que vers la lumière du canal et latéralement, rayonnent les extrémités des canaux excréteurs des glandes annexes. Chaque canal se dilate en un petit réservoir qui s'ouvre dans la lumière de l'organe par un pore minuscule à bords renforcés. Les pores sont contigus et les parois du canal ont l'aspect d'une passoire.

D) TUBERCULE GÉNITAL

Le tubercule génital (ou papille) est une expansion médio-ventrale du bord postérieur du VIII^e segment ; sa forme est celle d'une calotte sphérique, aplatie dorso-ventralement, et portant à son sommet le gonopore, orifice du canal éjaculateur. Le bord antérieur (= sternal) du tubercule est articulé sur la plaque sternale VIII au niveau d'une étroite zone amincie ; le bord postérieur (= tergal) est solidaire de la membrane intersegmentaire VIII-IX, ce qui permet sa mobilité. Il n'existe aucun autre mode d'articulation.

Musculature (fig. 13). 3 paires de faisceaux musculaires relient la papille au corps du segment. Une paire la met en rapport avec le segment IX ; enfin, il existe de petits faisceaux reliant la base ventrale du tubercule à ses différentes faces (musculature propre de la papille).

- $m l_1$ et $m l_2$ s'étendent de la base ventrale ($m l_1$) et latérale ($m l_2$) du tubercule, aux faces latérales du segment VIII.

- $m v$ puissants et de section aplatie, ils se rendent de la base ventrale du tubercule (niveau de l'insertion de $m l_1$) au bord antérieur du sternite VIII.

- $m d$ courts et trapus, ces muscles s'insèrent dans la région submédiane antérieure du sternite IX et sur la base dorsale du tubercule.

- $m v l$ assez grêles, ils joignent la région latéro-dorsale de la base du tubercule à sa base ventrale (niveau des insertions $m v$ et $m l_1$).

- $m ev$ et $m vp$: du tégument latéro-dorsal du tubercule et de la pointe ventrale de celui-ci, partent, respectivement, une paire de muscles en éventail ($m ev$) et une paire de muscles ventraux plus fins ($m vp$) allant tous s'attacher sur la base ventrale du tubercule (niveau $m l_1$).

SCHLIWA a homologué les $m vp$ aux m_3 des Collembolés ; il a sans doute observé nos $m l_1$ et $m l_2$, mais ils aboutiraient, selon lui, sur le canal éjaculateur, vers la base des canaux déférents. D'après mes observations, aucun muscle longitudinal ne s'insère sur le canal éjaculateur, à l'inverse de ce qui se passe chez les Collembolés.

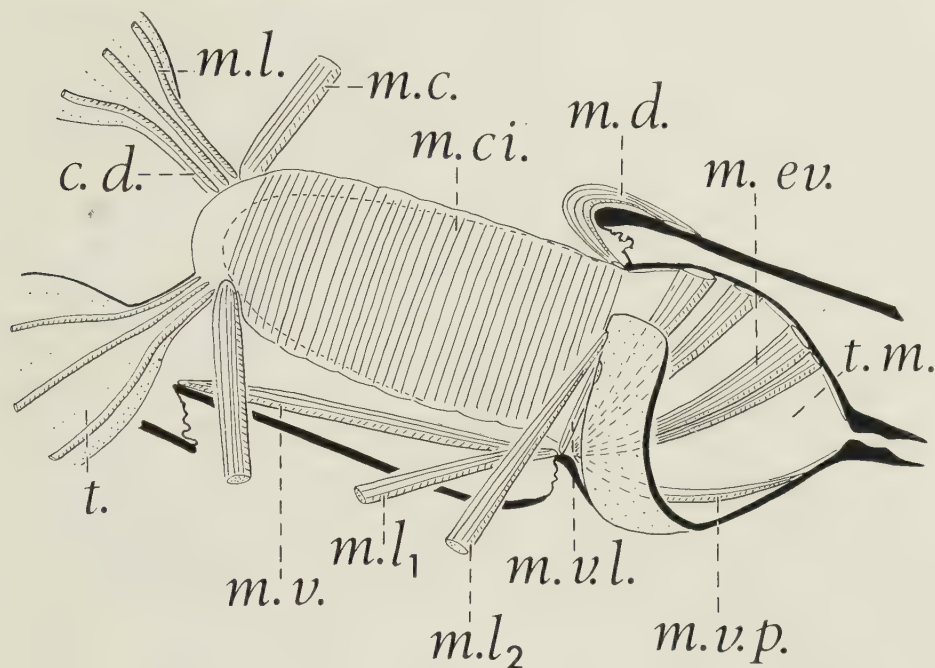


FIG. 13. — *C. remyi*. Schéma du canal éjaculateur et de sa musculature. c.d. = canal déférent ; m.c. = muscle du canal déférent ; m.ci. = muscles circulaires ; m.d. = muscle dorsal ; m.ev. = muscle en éventail ; m.l₁ = muscle latéral I₁ ; m.l₂ = muscle latéral I₂ ; m.v.l. = muscle ventro-latéral ; m.v.p. = muscle ventral de la papille ; t. = testicule ; t.m. = tubercule médian.

E) GLANDES ANNEXES

1) Topographie.

Le canal éjaculateur et les canaux déférents sont entourés latéralement et ventralement par deux volumineux massifs glandulaires symétriques (fig. 14). Lorsque les glandes sont en pleine activité, elles se rejoignent face dorsale et débordent dans le IX^e segment. Chaque massif glandulaire comprend deux lobes principaux latéro-ventraux de taille équivalente ; le plus antérieur s'ouvre dans le tubercule en région ventrale et distale, l'autre débouche latéro-ventralement au niveau de la base du tubercule.

2) Histologie.

Chaque lobe est constitué de glandes unicellulaires en massue, mesurant jusqu'à 300 μ de long sur 8 à 30 μ de large. Le noyau se trouve dans la région renflée, il est petit : 5 μ dans son grand axe, 3 ou 4 μ dans le petit. Il est le plus souvent oval, à contours irréguliers, sa chromatine est clairsemée et répartie en petites mottes ; il renferme un, ou plus rarement deux nucléoles subsphériques de 1,5 à 2 μ de diamètre. A cette région renflée fait suite une portion progressivement rétrécie jouant le rôle de canal excréteur. Plusieurs

canaux se groupent pour traverser la paroi du canal éjaculateur. A leur entrée, leur diamètre est le plus faible ($1,5-2\ \mu$). Dans la paroi, ils se renflent en petits réservoirs dont l'extrémité rétrécie communique avec la lumière du canal par un pore. Le cytoplasme des cellules est abondamment rempli de nombreuses granulations sphériques atteignant $1\text{ à }1,5\ \mu$ pour les plus grosses,

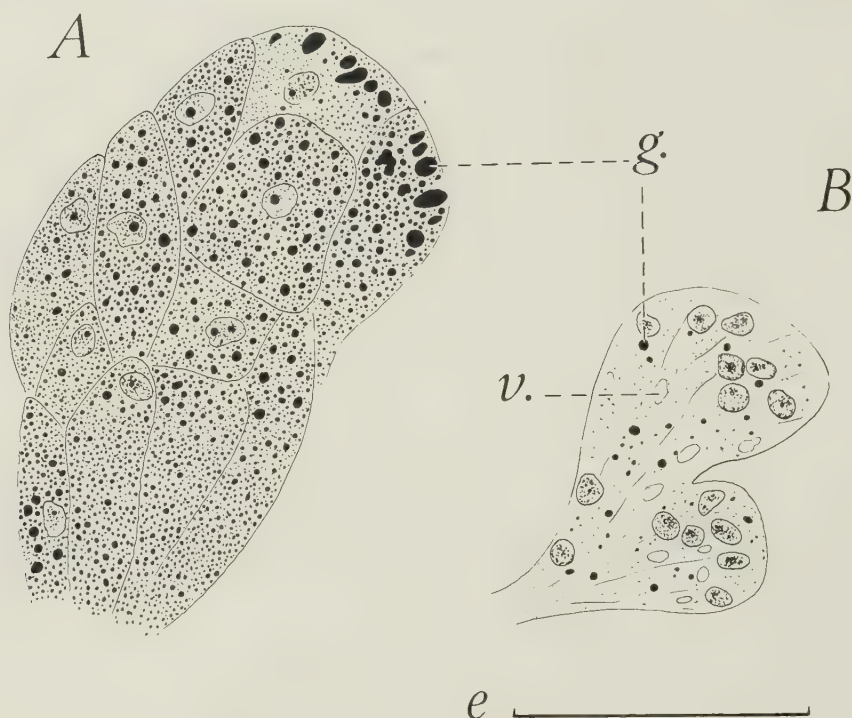


FIG. 14. — *C. remyi*. Glandes annexes de l'appareil génital ♂. — A. Glandes en période d'activité sexuelle. — B. Glandes en repos hivernal. g. = granules ; v. = vacuole.
e = échelle : $50\ \mu$.

et de flaques ayant jusqu'à $6\ \mu$ de diamètre localisées surtout dans l'apex de la région renflée de la cellule. Au niveau du réservoir, il y a parfois condensation du produit de sécrétion en une grosse flaque. Ce produit est Gomori positif et se colore fortement par le bleu alcian et par la fuchsine paraldéhyde, en bleu ou en rouge-orange à l'Azan. Il se teinte quelquefois en noir après imprégnation argentique selon Holmes. Il est intéressant de souligner que ces glandes ont la même structure chez toutes les espèces étudiées.

3) Rôle.

MARTEN puis SCHLIWA ont discuté de la fonction de ces glandes. L'un et l'autre avancent qu'elles peuvent sécréter l'enveloppe du spermatophore ; SCHLIWA ajoute qu'elles pourraient aussi intervenir dans la fabrication du pédoncule du spermatophore ou dans la production d'un liquide d'éjaculation.

Selon mes observations, les glandes annexes ne peuvent servir qu'à l'édification du pédoncule du spermatophore, ainsi que je le démontrerai plus loin.

4) Cycle d'évolution.

Les glandes annexes acquièrent leur développement maximal au moment de l'émission des spermatophores. Elles sont alors turgescentes par suite de la grande densité des granules qui masquent presque entièrement le noyau (fig. 14 A). Entre les cellules fonctionnelles, on distingue parfois quelques résidus de cellules dégénérées. L'activité des cellules reste intense durant toute la phase d'activité des testicules ; il y a toutefois un court repos entre les cycles d'émissions successifs.

Les glandes entrent progressivement en repos, à l'approche de l'automne, après l'émission des derniers spermatophores. Elles persisteront toutefois durant toute la mauvaise saison, mais leur activité sera à peu près nulle. Leur longueur diminue de 1/2 ou des 2/3 et leur diamètre est très réduit (fig. 14 B). Leur cytoplasme, peu abondant, ne renferme plus que quelques rares granulations ; par contre les noyaux apparaissent nettement ; ils sont ronds ou ovales et à contours réguliers. Le nombre des granules augmente au printemps quand les méioses apparaissent dans les testicules. Leur densité s'accroît rapidement et les cellules ont leur taille maximale quand apparaissent les filaments spiralés.

II. — CYCLE ANNUEL DES TESTICULES

L'activité des testicules n'est pas continue. Au cours d'un cycle annuel, on peut distinguer deux phases : une longue phase de repos à peu près complète qui débute au mois de septembre et se termine vers la mi-avril, et une phase d'activité qui s'étend sur le reste de l'année (mi-avril à fin août).

A) PHASE DE REPOS

1) Fin de période d'émission des spermatophores.

La spermatogenèse cesse dès le début du mois de septembre. Les testicules, à peu près vides de spermatozoïdes, n'occupent plus que les segments abdominaux 5 à 8 ; leur diamètre a considérablement diminué.

A l'extrémité antérieure, la zone germinative est remplie de spermatogonies subcirculaires à cytoplasme réduit, disposées en files ou en amas ; leur diamètre moyen est de 8 à 8,5 μ , avec un noyau rond à chromatine peu colorable de 6 μ de diamètre environ.

Dans la région moyenne du testicule, les spermatogonies, en nombre réduit, ont un cytoplasme un peu plus abondant et mesurent une dizaine de microns de long sur 8 à 9 μ de large, le noyau ayant sensiblement la même taille que précédemment (fig. 15 A). Parmi les spermatogonies, on distingue quelques noyaux plus gros, à chromatine plus dense, qui atteignent 12 à 13 μ

de long sur 7 à 8 μ de large, entourés d'un cytoplasme réduit ; ils représentent les noyaux des futures cellules pariétales.

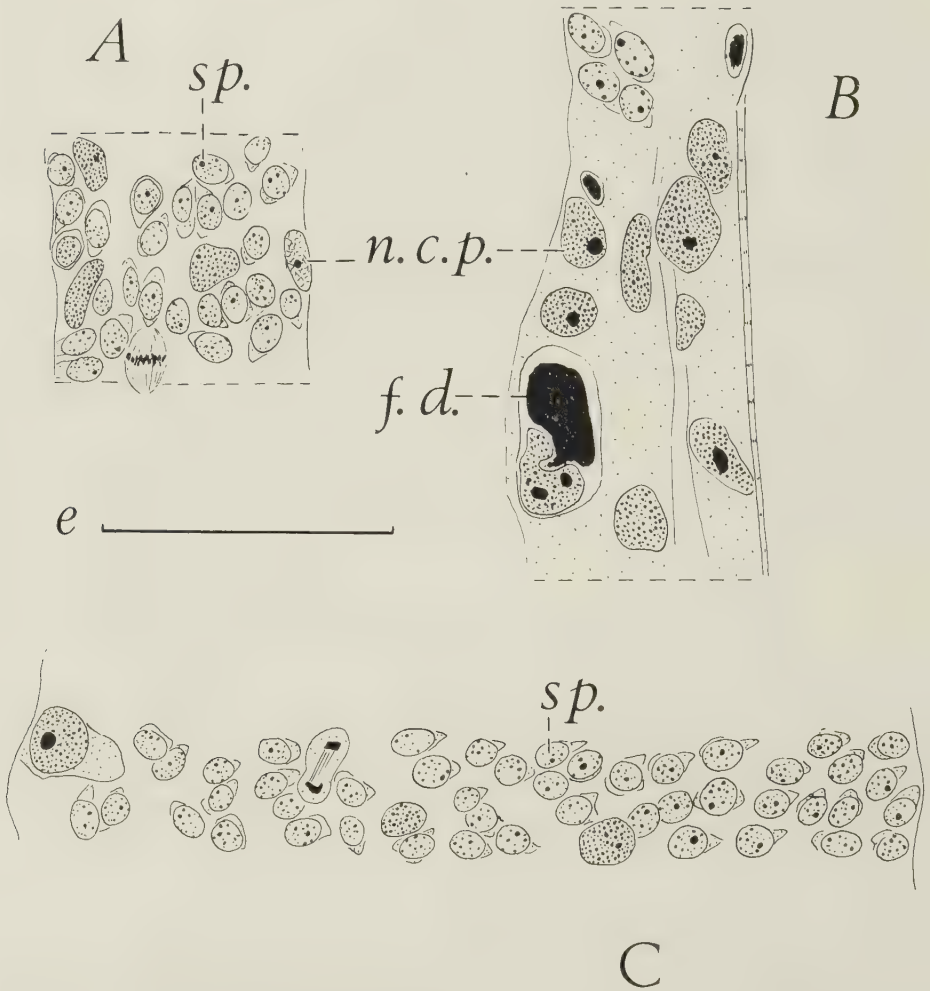


FIG. 15. — *C. remyi*. Testicule à différents stades. — A. Portion de testicule d'un individu fixé au cours de l'automne. — B. Région postérieure d'un individu de même stade. — C. Portion de testicule d'un individu fixé début avril. f.d. = faisceau dégénérescent ; n.c.p. = noyaux des futures grosses cellules pariétales ; sp. = spermatogonies.
e = échelles : 50 μ .

L'extrémité postérieure du testicule contient uniquement quelques grosses cellules pariétales (fig. 15 B), leurs noyaux, de taille importante, atteignent 15-16 μ de long et 6 à 7 μ de large. Des faisceaux de spermatozoïdes peuvent subsister dans cette région jusqu'à la mi-septembre environ. Dans quelques cas, la région postérieure, montre d'assez grosses vacuoles (cer-

taines d'entre elles atteignant 30 à 35 μ de large) qui sont bordées par un noyau ovale ou en forme de banane; elles renferment généralement un contenu amorphe très peu colorable, où l'on peut toutefois remarquer des restes de filaments spiralés; il s'agit des résidus de faisceaux de spermatozoïdes histolysés. (Le processus d'histolyse sera étudié plus loin).

2) Multiplication lente des spermatogonies.

Les testicules sont au repos pendant une courte période, 2 semaines à un mois, après l'élimination des derniers faisceaux de spermatozoïdes. Dès le mois d'octobre, les premières multiplications spermatogoniales apparaissent, mais les futures cellules pariétales qui leur sont mélangées ne semblent pas encore se multiplier. Les testicules demeurent toutefois peu remplis jusqu'à la mi-décembre, époque à laquelle le rythme des mitoses s'accroît plus nettement, entraînant une augmentation lente du volume testiculaire. Au mois de mars, le diamètre des testicules a doublé ou même triplé, les cellules pariétales commencent à se diviser, leurs noyaux apparaissent plus distinctement par suite de leur taille plus importante: 17 à 18 μ de long sur 10-12 μ de large, mais leur cytoplasme est toujours très réduit (fig. 15 C). Ces cellules sont encore mélangées aux spermatocytes, mais certaines d'entre elles tendent à se rapprocher de la paroi.

Les mitoses spermatogoniales se poursuivent régulièrement de mars à la mi-avril, époque à laquelle les testicules ont atteint leur volume maximum. Les futures cellules pariétales continuent à se multiplier régulièrement; leur cytoplasme devenu plus apparent, s'étire en un pédoncule plus ou moins long vers les parois testiculaires contre lesquelles il s'applique.

Les prophases de la première division de maturation apparaissent brusquement, vers la mi-avril, dans tout le testicule à la fois (fig. 16 A). La presque totalité des cellules pariétales a alors migré contre la paroi des testicules et forme une assise très plate, encore discontinue, leur multiplication se poursuivant toujours. Les mitoses de ces cellules se distinguent aisément des mitoses spermatogoniales par l'apparition d'un plus grand nombre de chromosomes, il s'agit certainement de cellules polyploïdes. Il faut noter également que les cellules pariétales externes du testicule, c'est-à-dire celles qui sont orientées vers le tégument, diffèrent de celles qui font face à l'intestin. Ces dernières ont généralement leur chromatine qui se colore très peu, avec par contre des nucléoles très visibles, tandis que celles de la région dorsale ont une chromatine nettement granuleuse et par suite des nucléoles un peu moins apparents. Cette distinction entre deux types de noyaux sera établie à propos de la dégénérescence des faisceaux. Dans le testicule au repos, les deux types sont déjà repérables.

B) PHASE D'ACTIVITÉ (spermatogenèse)

1) Première génération de spermatozoïdes.

Les divisions de maturation apparaissent vers la mi-avril. La division homéotypique succède rapidement à la réduction chromatique. A la métaphase de la division réductionnelle, l'hétérochromosome X, découvert par

TUZET et MANIER (1956) chez *C. monspessulana* se remarque également très bien en dehors de la plaque équatoriale chez *C. remyi* ; sa forme est analogue.

Début mai, les testicules de presque tous les spécimens récoltés dans la nature sont au même stade et remplis de spermatides (fig. 16 B). Chez *C. remyi*, comme chez *C. monspessulana*, il peut y avoir plusieurs spermatides dans un même cytoplasme ; un, deux ou trois flagelles émergent souvent d'un même cytoplasme. Libérée de son reliquat cytoplasmique, la spermatide a une tête courte et trapue qui a tendance à se mettre en boucle dans un liquide physiologique. Son flagelle est court. Dans le testicule, toutes les queues des spermatides sont orientées vers l'axe central et déterminent sur coupe une zone claire. Leurs têtes sont dirigées vers la paroi, contre laquelle elles sont disposées tangentiellement, mais en aucun cas elles n'y pénètrent. Quelques cellules à gros noyaux, d'origine pariétale sans doute, bordent une ou deux vacuoles sans contenu, situées au milieu des spermatides. Leur rôle n'a pu être interprété. Peut-être contribuent-elles à l'élimination de spermatides abortives. Quelques fines brides cytoplasmiques, issues des cellules pariétales, pénètrent dans la masse des spermatides où elles se perdent ; enfin, quelques granules phloxinophiles se rencontrent çà et là. A ce stade, l'assise pariétale, faite d'une seule épaisseur de cellules, est continue et atteint 7 à 9 μ d'épaisseur ; ses cellules ont maintenant un cytoplasme plus abondant et leurs noyaux lenticulaires ont 20 à 28 μ de long, sur 12 à 15 μ de large et 5 à 7 μ d'épaisseur ; leur chromatine est abondante et renferme 1 à 4 ou même 5 nucléoles subsphériques ou ovales, de taille voisine ou un peu différente. On rencontre également çà et là une vacuole à contenu légèrement bleuté. Vers l'apex du testicule, la paroi renferme, en plus des cellules pariétales, de petits îlots de spermatogonies en multiplication.

Aux environs du 15 mai, la paroi testiculaire s'est considérablement épaissie et atteint 30 à 40 μ d'épaisseur ; des spermatogonies l'ont colonisée ; les noyaux des cellules pariétales ont sensiblement conservé la même taille, mais les cytoplasmes se sont accrus, se colorent franchement par le bleu alcian et renferment de très nombreuses granulations rondes. Ces mêmes cellules émettent, vers la lumière du testicule, de longs prolongements cytoplasmiques qui se mettent chacun en relation avec une touffe de spermatides. Dans chaque touffe apparaît un filament colorable en rose-rouge par la phloxine. Nous reprendrons plus loin l'étude détaillée de la curieuse genèse des faisceaux de spermatozoïdes et de leurs filaments. Dans la paroi, les spermatogonies se multiplient activement et envahissent petit à petit les régions postérieures du testicule.

Fin mai, début juin, les testicules sont remplis de faisceaux de spermatozoïdes terminés. Chacun d'eux renferme un filament creux, de section hémisphérique, long de 550 à 750 μ décrivant 6 à 8 tours de spire. Ce filament enroulé ressemble un peu à un ressort à boudin. A ce stade, il se colore par le bleu alcian. Autour de cet axe sont enroulés, parallèlement à lui, 50 à 100 spermatozoïdes. Des cellules, issues des parois testiculaires, se glissent entre les faisceaux, elles dégénèrent en formant des granules que l'on retrouvera dans les spermatophores. Lorsque les faisceaux sont arrivés à maturité, l'émission des spermatophores commence.

2) Évolution de la deuxième génération de spermatozoïdes.

Un peu plus tard, vers la mi-juin, le nombre des faisceaux de spermatozoïdes a considérablement diminué. Les vides ainsi créés sont comblés à mesure par une multiplication compensatrice des spermatogonies. Les petits îlots de la paroi signalés précédemment ressemblant à des cystes, se sont accrus et confluent après résorption de leurs parois et finalement l'ensemble ne forme plus qu'une masse unique. Cet accroissement des éléments germinaux a pour effet de décoller progressivement, d'avant en arrière, l'ancienne paroi testiculaire qui, petit à petit, se trouve rejetée vers le centre d'abord, puis vers l'arrière du testicule. Les parois du testicule n'adhèrent plus à la basale que dans leur région postérieure.

A un stade plus avancé, les divisions auxocytaires apparaissent dans la masse des spermatogonies de deuxième génération qui occupent le fond du testicule (région antérieure); la spermiogenèse s'installe et les spermatozoïdes apparaissent, tandis que dans la région postérieure, seuls quelques faisceaux de la première génération subsistent. Ils sont séparés de la région antérieure du testicule par une paroi d'origine double, comprenant une mince assise cellulaire tournée vers l'avant, représentant le nouvel épithélium testiculaire et une assise plus épaisse, orientée vers l'arrière. Cette dernière est faite de cellules pariétales tassées, en voie de dégénérescence pour beaucoup, qui n'est autre que l'ancienne paroi testiculaire refoulée et comprimée vers l'arrière. C'est cette cloison cellulaire que MARTEN a observée et qu'il a représentée sans en comprendre la véritable signification, car il faut souligner que cette séparation n'est que temporaire. C'est à ce stade que peuvent apparaître des phénomènes de dégénérescence.

La nouvelle génération de spermatozoïdes est arrivée à maturité quand l'ancien stock de faisceaux arrive à épuisement. Le ♂ ne reste certainement pas plus de 5 à 10 jours sans pouvoir émettre de spermatophores. Les mues n'interrompent l'émission qu'un très court laps de temps. En élevage, nous avons observé des individus qui émettaient le jour même de leur mue.

Au cours de la belle saison, il semble qu'un ♂ puisse présenter 3 ou 4 spermatogénèses successives. Jamais nous n'avons remarqué de testicules vides durant cette période. A l'approche du mois de septembre, tandis que les derniers faisceaux sont émis, le testicule présente sa taille la plus faible, car les spermatogonies cessent de se multiplier. La zone germinative suit le recul général du testicule vers l'arrière.

III. — GENÈSE DES FAISCEAUX DE SPERMATOZOÏDES

A) TECHNIQUE

Pour suivre les différentes phases de cette genèse, j'ai examiné un grand nombre de testicules dilacérés et montés dans de l'eau physiologique, entre lame et lamelle. Des frottis, fixés aux vapeurs osmiques ou au Carnoy, ont été colorés par le vert de méthyle-pyronine, par le Feulgen ou l'hématoxyline de Heidenhain. D'autre part, j'ai coloré des coupes par les techniques pré-

cédentes et par le bleu alcian-hémalun-phloxine, par l'hémalun-éosine-vert lumière, par l'Azan et par l'érythrosine-aurantia-orange G-bleu de toluidine.

B) STADE EN TOUFFES

Libérées de leur enveloppe cytoplasmique, les spermatides, longues de 200 μ environ, sont d'abord parallèles les unes aux autres, leurs queues étant toutes dirigées vers la lumière du testicule (BARETH, 1967). Peu après, des mouvements internes en changent l'orientation et les rassemblent en paquets distribués sans ordre apparent, puis les réunissent en petites touffes tordues en hélice, comprenant chacune cinquante à cent spermatides environ (pl. II, 1). Les spermatides d'une même touffe sont unies les unes aux autres par une substance qui encolle l'extrémité de leurs queues, le reste étant libre (fig. 16 C et 17 A et B). 1/4 d'heure environ après immersion dans de l'eau physiologique, le ciment disparaît et libère les spermatides.

Sur coupe, les mêmes observations ont été faites et, dans les deux cas, j'ai pu vérifier que les touffes ne contractaient aucune liaison avec la paroi du testicule ; il est donc possible que le ciment soit une production des spermatides elles-mêmes.

A ce stade, la paroi du testicule, de 20 à 25 μ d'épaisseur, est constituée de petits îlots de spermatogonies en division (dans la région antérieure surtout) et de grosses cellules dont le noyau atteint 20 à 25 μ de long sur 12 à 15 μ de large. Leur chromatine est abondante et renferme 1 à 3, parfois 5 nucléoles subsphériques ou ovales. Le cytoplasme abondant se remplit rapidement de nombreux et gros granules de 2 types. Les uns, généralement situés du côté de la lumière du testicule, ont l'aspect de petites morules rondes, finement granuleuses, peu colorables, gris-bleuté, de 7 à 8 μ de diamètre en moyenne (3 à 4 μ pour les plus petits) et passent tous dans la lumière de l'organe où ils se mêlent aux touffes de spermatides. Ils sont particulièrement abondants à certains niveaux du testicule. Peut-être s'agit-il d'une substance nutritive ? Les autres, plus abondants, mais de taille voisine, ont l'aspect de petites sphères homogènes, colorables par la phloxine (pl. II, 1). Certains sont piquetés de petites vacuoles prenant faiblement le bleu alcian. Beaucoup d'entre eux sont fendus en 2, 3 ou 4 parties plus ou moins emboîtées, comme s'il y avait eu rupture d'une membrane périphérique. Le

PLANCHE II

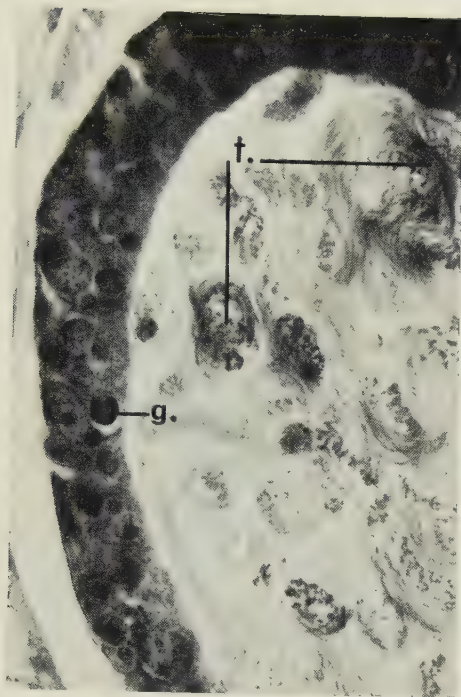
C. remyi. — Fig. 1, 2, 4 : Bouin ordinaire ; bleu alcian-hémalun-phloxine ; Fig. 3 : Montage en eau physiologique.

FIG. 1. — Coupe transversale de testicule. La lumière est remplie de touffes de spermatides. La paroi, épaisse, renferme de gros granules. g. = granules ; t = touffes de spermatides ($\times 500$).

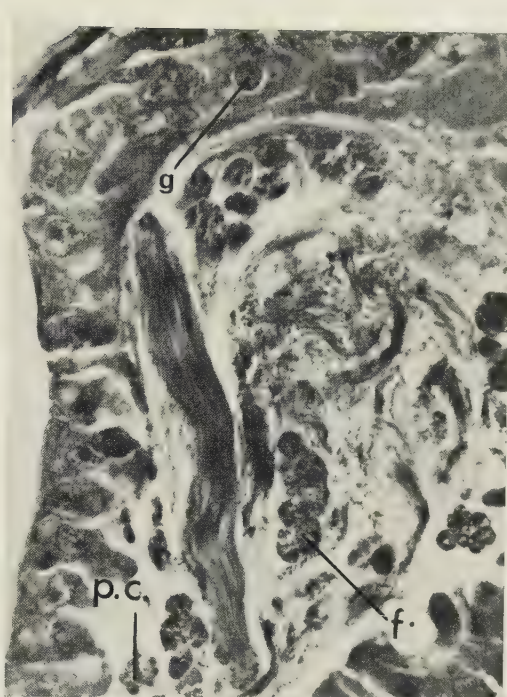
FIG. 2. — Coupe transversale de testicule. Stade plus avancé que le précédent. Les touffes, plus condensées, sont reliées aux grosses cellules pariétales par un prolongement cytoplasmique. Le filament n'est pas encore apparu. f. = faisceaux de spermatides ; g. = granules ; p.c. = prolongements cytoplasmiques en coupe ($\times 500$).

FIG. 3. — Faisceaux de spermatides reliés aux grosses cellules pariétales. Contraste de phase ($\times 500$).

FIG. 4. — Cellules pariétales et leurs prolongements cytoplasmiques en coupe longitudinale ($\times 1000$).



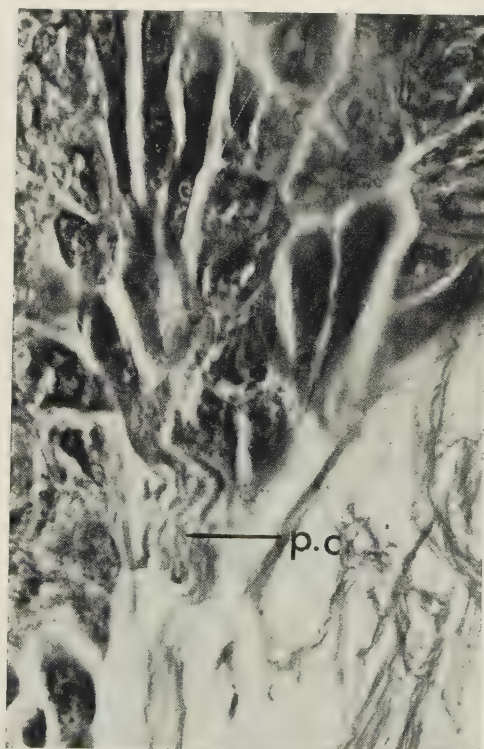
1



2



3



4

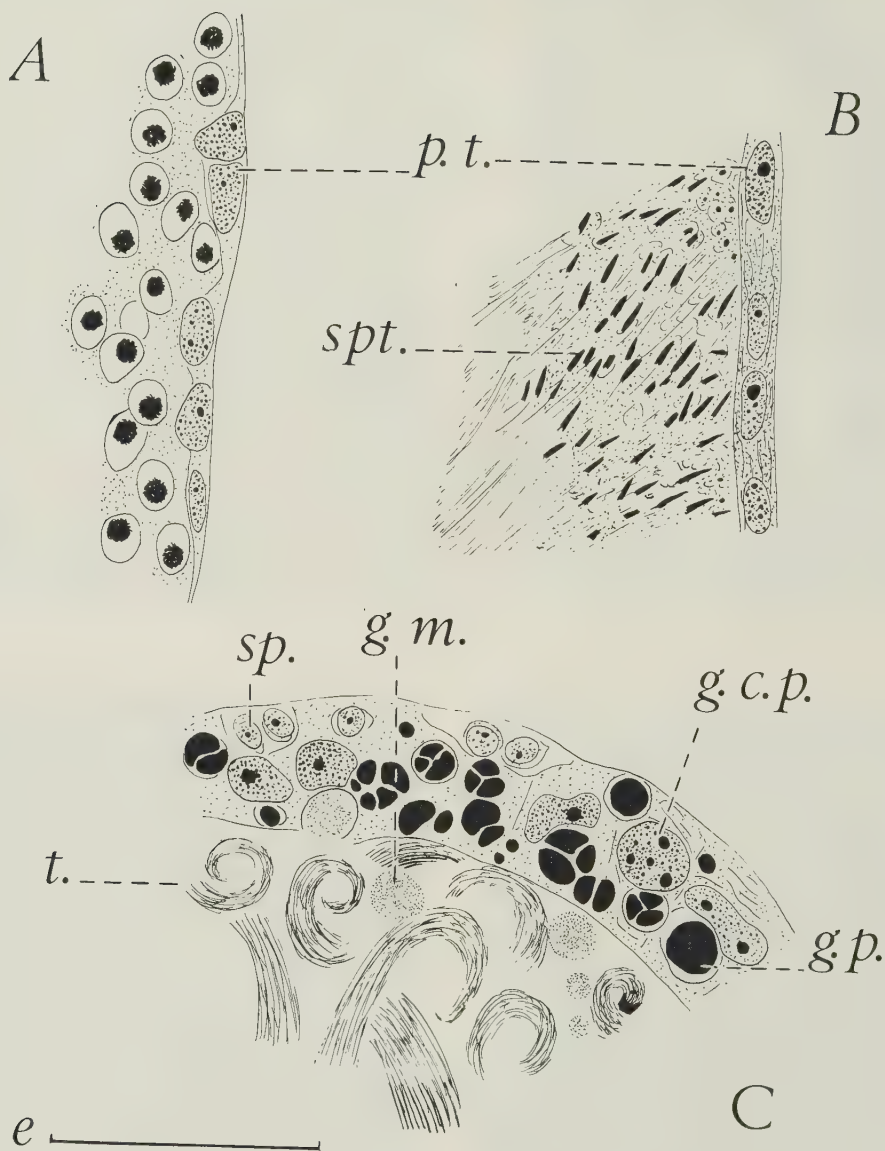
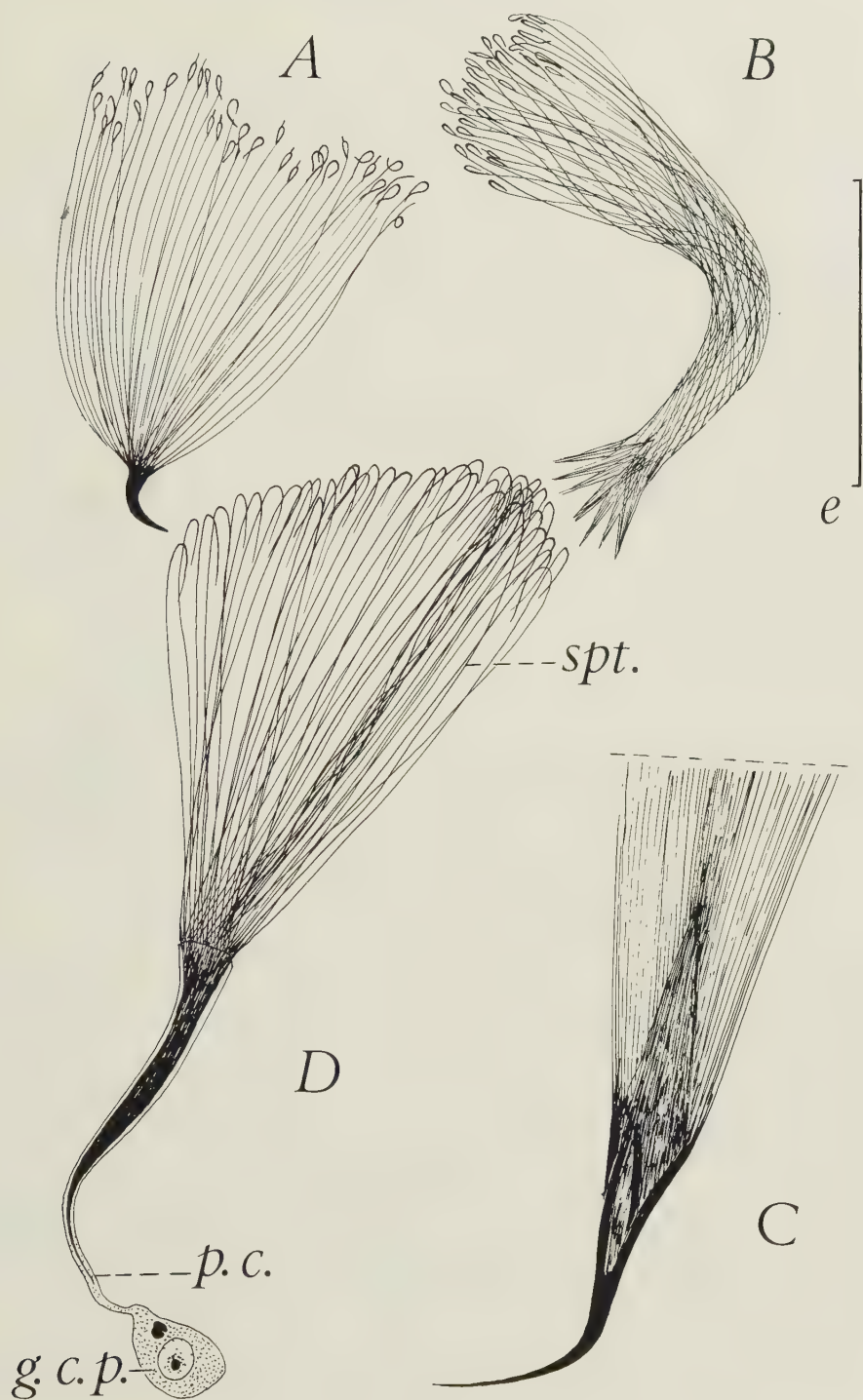


FIG. 16. — *C. remyi*. Testicule à différents stades. — A. méiose. — B. spermatides. — C. Stade en touffe. g.c.p. = grosses cellules pariétales; g.m. = granules migrant dans la lumière du testicule; g.p. = granules restant dans la paroi testiculaire; p.t. = paroi testiculaire; sp. = spermatogonies; spt. = spermatides; t. = touffes de spermatides. e = échelle : 50 μ .

FIG. 17. — *C. remyi*. Touffes de spermatides à différents stades (observation en eau physiologique). — A. Touffe unique. — B. Touffe se séparant par son extrémité. — C. Grosse touffe contenant quatre touffes primaires. — D. Touffe piquée dans un prolongement cytoplasmique. g.c.p. = grosse cellule pariétale; p.c. = prolongement cytoplasmique; spt. = spermatides. e = échelle : 50 μ .



découpage peut être plus poussé. A l'inverse des granules précédents, aucun ne passe dans la lumière de l'organe.

Les nucléoles de certains noyaux de la paroi testiculaire ont une taille voisine de celle des granules du 2^e type, et certains noyaux présentent une échancrure où se loge une granulation. Tout laisse à penser qu'une partie au moins de ces sphérules est une production nucléolaire. Sur dilacération testiculaire, les granules apparaissent comme de petites sphères réfringentes.

Parmi les touffes de spermatides que nous venons de décrire, il en existe parfois qui ont un volume nettement supérieur (4 à 5 fois plus) et qui, dans l'eau physiologique, se scindent en plusieurs touffes secondaires (1) faites chacune d'un paquet de spermatides soudées par leurs queues. Ces grosses touffes, certainement accidentelles, se retrouvent aux stades ultérieurs, piquées elles aussi dans une grosse cellule de la paroi testiculaire. Autant qu'il est possible de le vérifier, il apparaît, dans chacune d'elles, plusieurs filaments (4 ou 5) entourés chacun du nombre habituel de spermatozoïdes (fig. 17 C). L'équilibre serait ainsi rétabli.

Avant l'apparition des prolongements, les spermatides s'allongeront jusqu'à 300 μ environ. Les extrémités des queues seront coalescentes sur une plus grande longueur, le temps nécessaire à leur libération dans l'eau physiologique a augmenté lui aussi.

C) ÉMISSION DES PROLONGEMENTS CYTOPLASMIQUES

A un moment donné, l'extrémité coalescente de chaque touffe de spermatides se trouve enveloppée d'un manchon émis par une grosse cellule de la paroi ; toutefois, je n'ai pu observer le mode d'apparition de ces prolongements, sans doute en raison de la rapidité du processus. Je ne peux donc préciser si les touffes se piquent dans une cellule qui s'allonge ensuite à leur contact ou bien si les prolongements viennent à la rencontre des touffes. Il semble que la seconde hypothèse soit la plus plausible, car j'ai observé un cas où les testicules présentaient une spermatogenèse aberrante : vides de spermatozoïdes, ils possédaient tout de même des prolongements cytoplasmiques et des filaments spiralés. Dans ce cas, les prolongements ont été émis spontanément et les filaments se sont très vraisemblablement développés en l'absence de spermatozoïdes.

Ces prolongements engainent l'extrémité des touffes sur une longueur de 60 à 70 μ ; la section la plus large atteignant 10 μ de diamètre et la plus faible, située très près de la cellule mère, ne dépassant pas 4 μ (pl. II, 4). La pointe des queues des spermatozoïdes pénètre parfois dans la cellule. Le manchon cytoplasmique est un peu comparable à un entonnoir très peu évasé qui coifferait l'ensemble des queues d'une touffe (fig. 17 D). Manchon et faisceau sont assez lâchement unis et peuvent être séparés expérimentalement à la suite d'une légère pression (pl. II, 2, 3 et 4).

(1) Très exceptionnel dans le cas des touffes de taille normale.

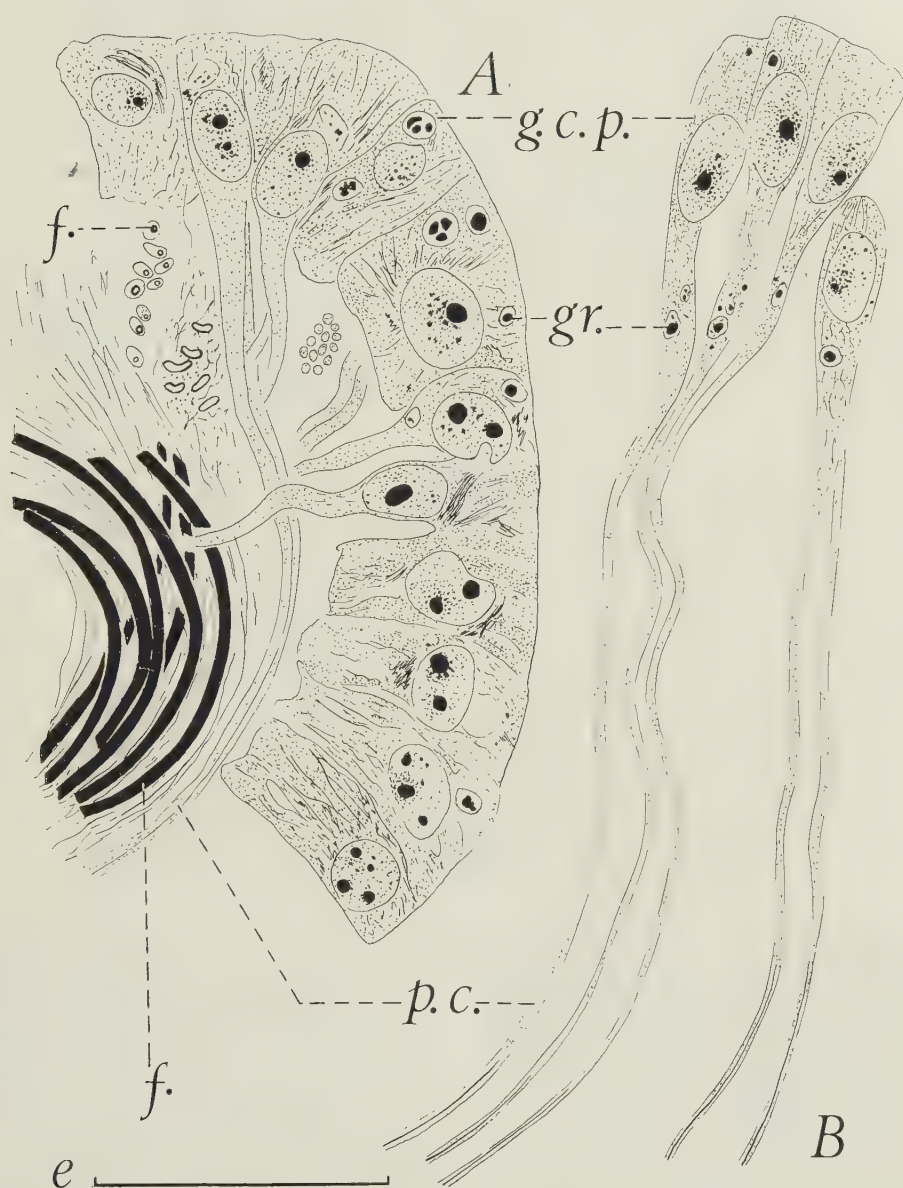


FIG. 18. — *C. remyi*. Emission des prolongements cytoplasmiques. — A. Coupe transversale de testicule. — B. Détail des grosses cellules pariétales. f. = filaments spiralés coupés suivant des angles différents ; g.c.p. = grosses cellules pariétales ; gr. = granules ; p.c. = prolongements cytoplasmiques.
 e = échelle : 50 μ .

D) APPARITION DU FILAMENT AXIAL

La première ébauche de filament apparaît lorsque les prolongements cytoplasmiques recouvrent l'extrémité du faisceau sur une longueur de 120 à 150 μ . C'est un fuseau aplati et plein de 60 à 80 μ de long qui est appliqué contre la paroi du manchon et se colore très faiblement par la phloxine. L'extrémité des queues des spermatides y adhère. En même temps que le filament s'allonge, le prolongement cytoplasmique s'étire, surtout au niveau de la région comprise entre le corps de la cellule et la pointe de la touffe. Celle-ci diminue de volume par l'allongement des spermatides qui atteignent alors 500 à 550 μ de long, par leur tassement et surtout par leur décalage les uns par rapport aux autres vers l'arrière. Le filament acquiert assez rapidement sa longueur définitive (550-750 μ) et se remplit en général de minuscules cavités au cours de sa croissance. Simultanément, il se dégage du prolongement, accompagné sur sa plus grande longueur par le paquet de spermatozoïdes dont il émerge pour se terminer librement.

A ce moment, les cellules de la paroi testiculaire qui ont encore augmenté de taille (30 à 40 μ de long, sur 10 à 12 μ de large) ont un noyau moins riche en chromatine. Leur cytoplasme moins dense présente exclusivement des granulations du deuxième type, mais moins abondantes et de taille plus réduite (2 à 4 μ le plus souvent), et se colorant très faiblement (fig. 18). Il existe souvent un vide entre les granules et la paroi des vacuoles qui les contenaient. Une cellule peut émettre un ou plusieurs prolongements, mais il n'est pas certain que toutes aient cette aptitude. On peut remarquer que les cellules qui produisent des expansions sont groupées par petites plages et que leurs noyaux ont leur plus grand axe orienté dans le sens de l'expansion. Les prolongements émis par une ou plusieurs cellules voisines se groupent en général parallèlement les uns aux autres au nombre de 5 à 15, mais on peut en dénombrer jusqu'à 50. Ils sont exceptionnellement perpendiculaires à l'axe du testicule, le plus souvent ils cheminent le long de la paroi sur la moitié de leur longueur environ soit vers l'avant, soit vers l'arrière, ils se recourbent ensuite vers le centre du testicule et se perdent dans la masse des faisceaux; c'est au niveau de cette courbure que l'on aperçoit assez souvent le début du filament (fig. 18 B). Au moment où les filaments ont acquis leurs dimensions définitives, les prolongements atteignent une lon-

PLANCHE III

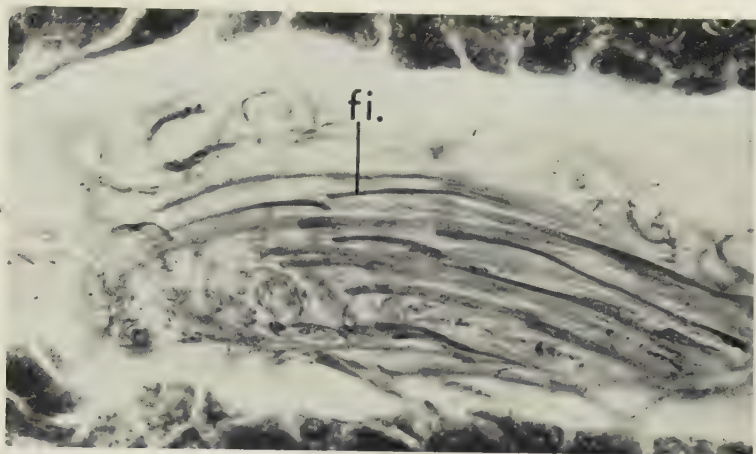
C. remyi. — Fig. 1 à 3 : Bouin ordinaire ; bleu alcian-hémalun-phloxine ; Fig. 4 : Vapeurs osmiques ; Feulgen.

FIG. 1. — Coupe longitudinale de testicule. Les faisceaux de spermatozoïdes ont acquis leurs filaments (en foncé). fi. = filament ($\times 500$).

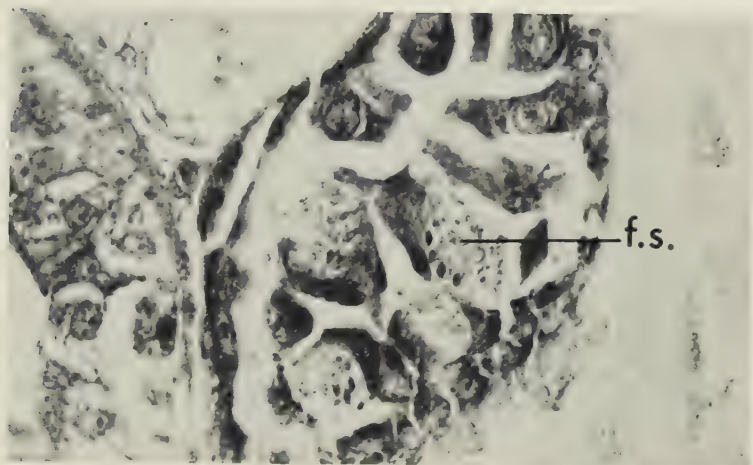
FIG. 2. — Coupe transversale de testicule. Fin d'enroulement des faisceaux de spermatozoïdes. Les prolongements cytoplasmiques émis par les grosses cellules pariétales entourent les faisceaux de toute part. f.s. = faisceau de spermatozoïdes ($\times 500$).

FIG. 3. — Faisceaux de spermatozoïdes terminés, le filament spiralé apparaît en noir. Les petits granules sont visibles. fi. = filament ($\times 500$).

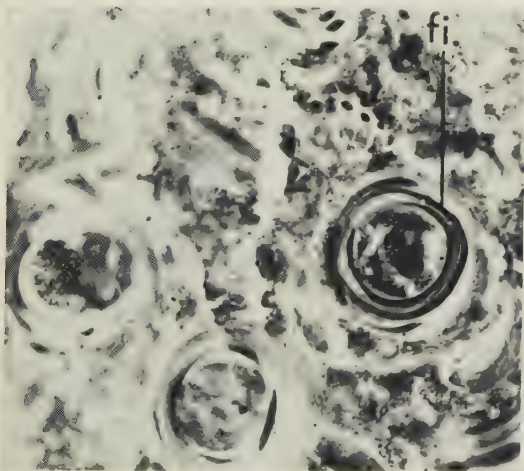
FIG. 4. — Frottis de testicule. Les filaments spiralés apparaissent en clair, les spermatozoïdes, enroulés autour, sont en noir. fi. = filament ($\times 500$).



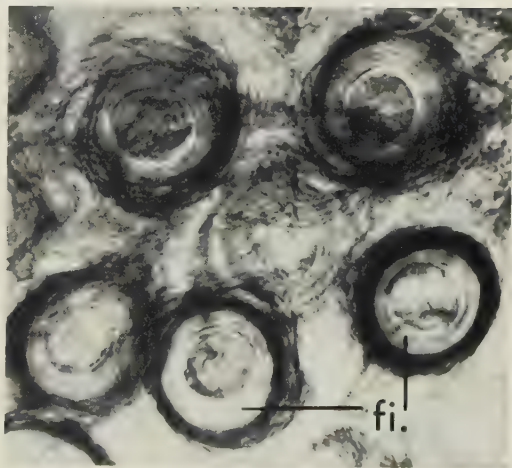
1



2



3



4

gueur totale de 200 à 250 μ . Assez gros près de la cellule (7 à 8 μ), ils deviennent rapidement très grêles (2 à 3 μ seulement). Ils sont vides sur la moitié de leur longueur et engainent les queues sur l'autre moitié. Ils sont très faiblement colorés par le bleu alcian. Dans quelques cas, le filament ne se forme pas et le faisceau dépourvu de cet organite, ne s'enroule pas.

E) STRUCTURE DU FILAMENT TERMINÉ

Le filament est un ruban de 550 à 750 μ de long sur 4 à 4,5 μ de large, effilé aux extrémités (pl. III, 1). Il débute vers le milieu du prolongement cytoplasmique, à 130 μ environ du corps de la cellule mère. Sa section est alors circulaire et son diamètre de 0,5 μ ; il est plein et se colore plus sur une face que sur l'autre, une formation punctiforme centrale est parfois visible. Le diamètre du filament augmente progressivement en même temps que ce dernier se rapproche de la paroi. Il s'aplatit et sa section devient réniforme atteignant 2,5 μ de large sur 1,5 μ de haut, la lumière centrale est alors bien visible. A ce niveau, le cytoplasme du prolongement qui entourait le filament disparaît tandis que la membrane se prolonge sur une courte distance (fig. 19). Sur coupe, on peut apercevoir quelques sections de spermatozoïdes dans la zone comprise entre le filament et la paroi opposée. Dans sa portion libre, le filament s'élargit jusqu'à 4,5 μ .

La paroi du filament s'épaissit un peu avec le temps. Sa section devient hémisphérique sur presque toute sa longueur et la lumière centrale s'étend presque jusqu'aux extrémités. Cette dernière est parfois remplacée par 3 canalicules de plus petit diamètre. Une face est presque plane, l'autre convexe et les bords latéraux forment un petit rebord. Il se colore alors franchement à l'érythrosine et à la phloxine. Les extrémités des queues des spermatozoïdes adhèrent à sa face plane. Sur coupe, cette dernière présente souvent de petites indentations qui correspondent à l'emplacement des queues. Celles-ci sont régulièrement décalées les unes par rapport aux autres un peu comme les dents d'un peigne, disposition surtout visible sur une dilacération de testicule dans l'eau physiologique.

F) ENROULEMENT DES FAISCEAUX

Le filament et son paquet de spermatozoïdes ne sont pas rectilignes, mais amorcent très tôt un début d'enroulement dont la progression est ensuite assez rapide. Nous n'avons pas pu suivre toutes les phases de la torsion, en raison du grand nombre de faisceaux et de leur entrecroisement fréquent. Il est à peu près impossible de suivre un faisceau d'une extrémité à l'autre.

L'enroulement intéresse tout le faisceau à la fois et se fait la face plane du filament tournée vers l'extérieur. La torsion terminée, les têtes des spermatozoïdes se trouvent vers l'extérieur du faisceau et les queues contre le filament qui sert d'axe à l'ensemble.

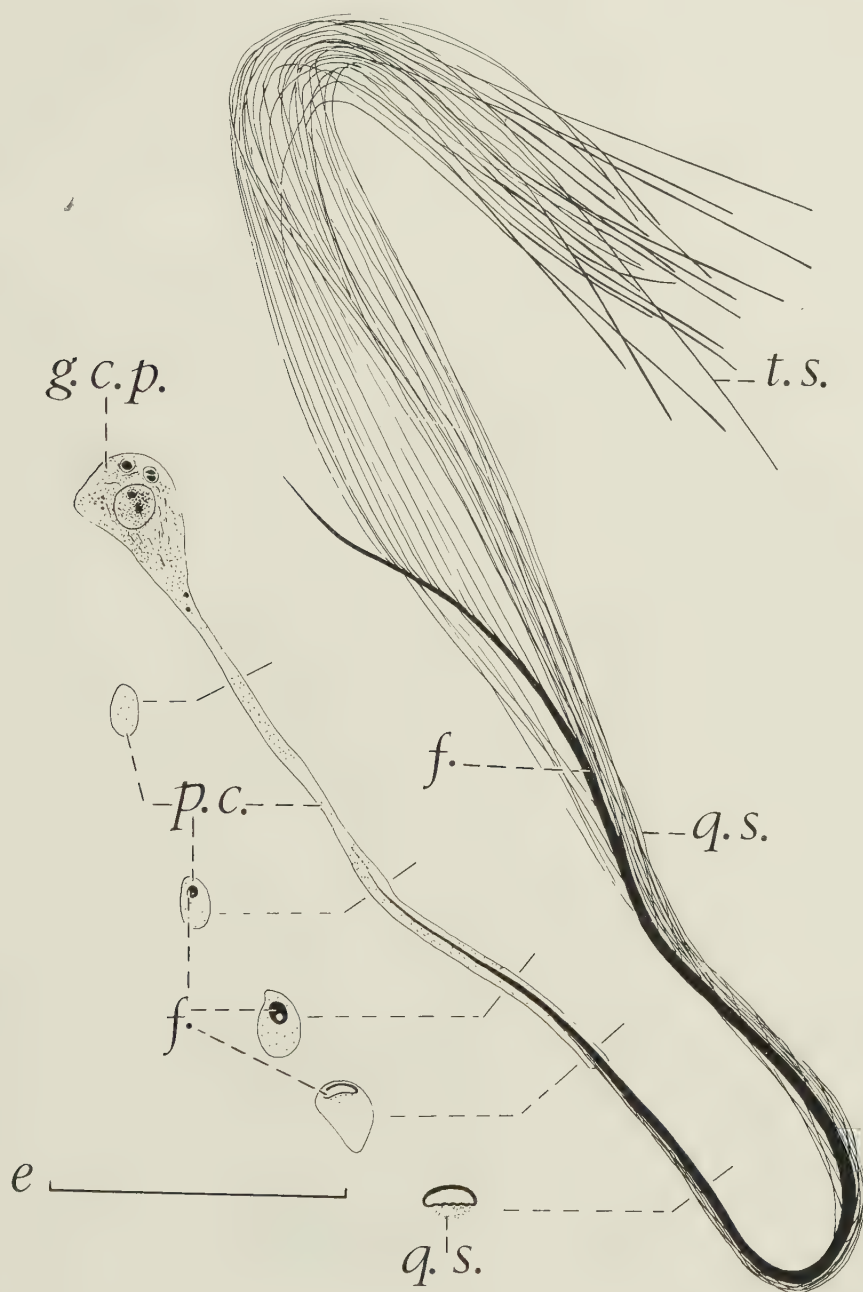


FIG. 19. — *C. remyi*. Reconstitution demi-schématique d'un faisceau de spermatozoïdes (les sections sont grossies 2 fois environ). f. = filament ; g.c.p. = grosse cellule pariétale ; p.c. = prolongement cytoplasmique ; q.s. = queues des spermatozoïdes ; t.s. = têtes des spermatozoïdes.
e = échelle : 50 μ .

Je pense que la torsion en hélice résulte, en partie au moins, des propriétés mécaniques du filament. L'enroulement spontané des filaments dans le cas déjà cité où ils n'avaient pas leur paquet de spermatozoïdes habituel renforce cette hypothèse. Inversement, les faisceaux dépourvus de filament ne s'enroulent pas. On peut noter en tout cas que la nature chimique du filament évolue au cours de l'enroulement car, une fois terminé, il se colore franchement par le bleu alcian.



FIG. 20. — *C. remyi*. Enroulement des faisceaux de spermatozoïdes. f.sp. = faisceaux de spermatozoïdes ; g.c. = grosses cellules pariétales ; sp. = spermatogonies ; t.c. = travées cytoplasmiques.
e = échelle : 50 μ .

Il semble donc que le filament spiralé assume un double rôle : dès son apparition, il maintient la cohésion des spermatozoïdes et, par la suite, il détermine leur enroulement.

G) MATURATION DES FAISCEAUX

Lorsque l'enroulement arrive à son terme, la liaison entre le faisceau et la cellule pariétale se trouve rompue, mais chaque faisceau va se trouver entouré de tous côtés par un lacs complexe de prolongements cytoplasmiques provenant des cellules pariétales dont certaines émigrent même vers le centre du testicule. Cette nouvelle catégorie d'expansions semble être produite par les mêmes cellules qui ont déjà émis les premiers prolongements cytoplasmiques (fig. 20). Dans les deux cas, en effet, les cellules ont exactement le même aspect et les mêmes propriétés, mais ne possèdent plus de granules dans le second cas.

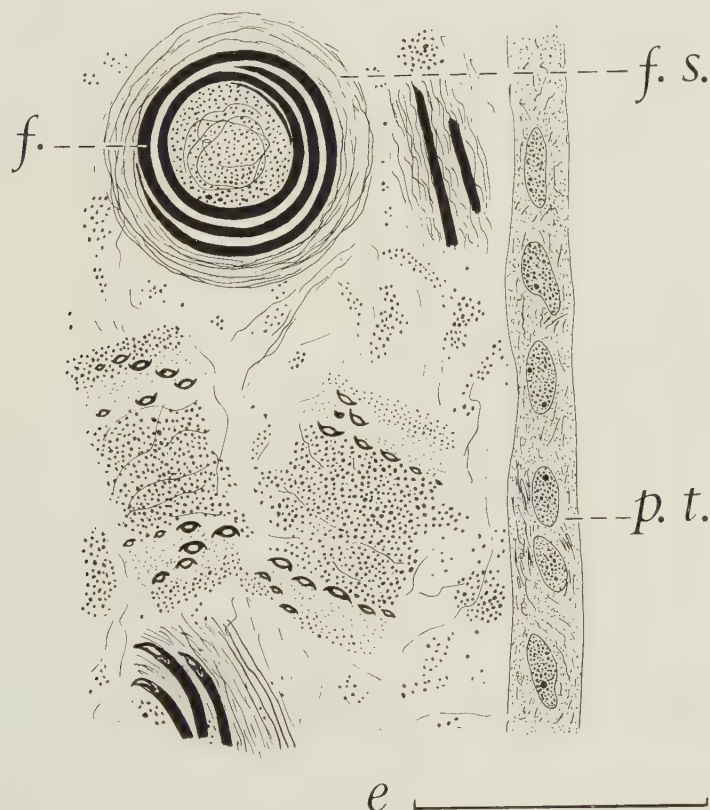


FIG. 21. — *C. remyi*. Faisceau de spermatozoïdes dans le testicule ; f. = filament ; f.s. = faisceaux de spermatozoïdes ; p.t. = paroi testiculaire.
e = échelle : 50 μ .

Ces nouvelles expansions n'ont pas un diamètre constant ; elles présentent des élargissements et des rétrécissements. Chaque cellule émet un ou plusieurs bras, eux-mêmes capables de se bifurquer ou de se courber. Ce laticès très dense peut combler tous les interstices entre les faisceaux et chacun d'eux est en quelque sorte enveloppé comme un pneu entoure une chambre à air (pl. III, 2). Les prolongements pénètrent même dans la lumière axiale des faisceaux où nous avons pu en dénombrer jusqu'à 6. Cet entrelacement progressif a certainement pour effet de comprimer et par suite de réduire petit à petit le diamètre des spires assez lâches au départ. Quelques paquets de spermatozoïdes, dépourvus de filaments spiralés, sont eux aussi enveloppés, mais ils dégénèrent.

Au terme de son enroulement (fig. 21), le filament décrit 6 à 8 tours de spire ayant une trentaine de μ de diamètre environ. C'est alors que tous les prolongements cytoplasmiques, tous les noyaux émigrés et beaucoup de cellules de la paroi dégénèrent ; les prolongements de la région postérieure du testicule disparaissent en premier. La paroi testiculaire au contact de l'intestin subit une dégénérescence plus poussée ; elle se résout presque entièrement en petits granules de $0,5 \mu$ à 1μ de diamètre servant sans doute à la survie des spermatozoïdes dans le testicule, dans les spermatophores et peut-être aussi dans le réceptacle séminal de la ♀. Certaines cellules de la région postérieure du testicule secrètent des granules qui tombent dans sa lumière. Dans la masse des faisceaux, on aperçoit de nombreux noyaux pycnotiques ; certains ont leur membrane éclatée et libèrent leur contenu. Les produits dégradés se colorent à l'hémalum et à la phloxine, mais ni au Feulgen, ni au vert de méthyle-pyronine (pl. III, 3 et 4).

H) ROLE DES CELLULES DE LA PAROI TESTICULAIRE

Les cellules pariétales diffèrent des spermatogonies par leur noyau plus volumineux et plus chromatique, et par leur polyploïdie. Lors des métaphases, le nombre de leurs chromosomes apparaît au moins 4 fois supérieur à celui des cellules normales. Ces grosses cellules sont tout d'abord mêlées aux spermatogonies, puis, au moment des divisions de maturation, elles se répartissent le long de la paroi testiculaire où elles forment une assise continue. Leur volume augmente considérablement et elles produisent de très nombreux granules. Elles engendrent alors une première génération de prolongements cytoplasmiques qui captent les faisceaux de spermatozoïdes, et assurent certainement l'acheminement des matériaux nécessaires à l'élaboration du filament spiralé. Puis, elles émettent une seconde génération de prolongements qui entourent séparément chaque faisceau de spermatozoïdes enroulés. Une partie de ces cellules dégénère et fournit de nombreux petits granules tandis que d'autres en secrètent. Enfin, ces mêmes cellules pariétales participent à l'histolyse et à la résorption des faisceaux non émis.

Le rôle de ces cellules est donc multiple : organisateur et constructeur d'abord, puis nourricier, et enfin destructeur et nettoyeur. Le qualificatif de cellules nourricières qui leur a été donné par TUZET, paraît trop exclusif, il masque les activités dominantes de ces cellules, c'est pourquoi je lui préfère le terme plus général de cellules pariétales qui ne présume de rien.

I) MATÉRIAUX D'ORIGINE DU FILAMENT SPIRALÉ

L'origine des matériaux servant à édifier le filament demeure incertaine et je propose 3 hypothèses pour l'expliquer. La première fait intervenir des spermatides privilégiées, la seconde accorde une activité sécrétrice à l'ensemble des spermatides, la troisième fait dériver le filament des granulations contenues dans les cellules pariétales.

1° 1^{re} hypothèse : Le filament se forme à partir d'une catégorie spéciale de spermatides, par agglomération puis dégénérescence de ces dernières. Cette première interprétation implique qu'il existe deux sortes de spermatides dans un faisceau originel : l'une qui restera fonctionnelle et l'autre qui dégénérera et fournira ainsi le matériau de base. Je citerai des cas de dégénérescence d'éléments séminaux chez les Insectes, le produit dégradé servant à la nutrition des éléments fonctionnels. Chez *Culex pipiens* (LOMEN, 1914) une partie des résidus entre dans l'élaboration de cloisons ou de membranes. Chez les Arthropodes, il existe également des cas de double spermatogenèse chez les Insectes et surtout chez les Myriapodes : *Scolopendra morsitans* (BOUIN, 1903 a), *Scolopendra cingulata* (BOUIN, 1925), *Cryptops* (ARON, 1920), *Lithobius calcaratus* (TUZET et MANIER, 1951), *Chaetechelyne vesuviana*, *Lithobius forficatus* (TUZET et MANIER, 1953), *Polyxenus lagurus*, et *Lophoproctus lucidus* (TUZET et MANIER, 1957), *Scutigerebella pagesi* (JUBERTHIE-JUPEAU, 1960). Cette double spermatogenèse peut conduire à la formation de deux types de spermatozoïdes : des gros qui engendrent des ♀ et des petits donnant des ♂ (BOUIN, 1920), ou à l'élimination de l'une des formes qui servira d'élément nutritif à l'autre (BOUIN, 1903 b, JUBERTHIE-JUPEAU, 1963). Chez les Campodés, cette dualité n'existe pas. Extérieurement au moins, toutes les spermatides sont semblables et leur coloration est la même tandis que dans les cas de double spermatogenèse cités des différences de taille ou de colorabilité permettaient de distinguer les deux catégories l'une de l'autre. De plus, aucune dégénérescence de spermatides ne se produit au moment où apparaît le filament spiralé, et sur coupe il n'est pas possible de reconnaître des éléments séminaux inclus dans la masse du filament. En admettant que les spermatides contribuent à l'édification du filament, celui-ci devrait être cylindrique et non pas fusiforme car à ce stade il n'y a pas encore eu décalage des spermatides.

2° 2^e hypothèse : les spermatides, nous l'avons déjà noté, paraissent manifester une certaine activité sécrétoire lorsqu'elles se soudent par la pointe de leurs flagelles en petites touffes, rien ne les reliant encore à la paroi du testicule. Par amplification de ce pouvoir sécrétoire, on pourrait imaginer que le filament résulte d'une hypersécrétion des spermatides ; ce qui rendrait compte en même temps de la diminution de volume des touffes, diminution dont nous avons par ailleurs donné une explication différente, mais plausible. Cette hypothèse n'a pu être ni confirmée ni infirmée, mais nous n'avons rencontré aucun fait de cette nature chez d'autres groupes d'Arthropodes.

Ces deux premières hypothèses font abstraction de la présence de granulations nombreuses dans les grosses cellules pariétales et de leur disparition corrélative à l'apparition du filament. En analysant la troisième possibilité, nous verrons que beaucoup d'observations ne peuvent s'expliquer par les hypothèses précédentes.

3° 3^e hypothèse : Le filament spiralé se forme à partir du deuxième type de granulations apparu dans les cellules pariétales. Ces granulations ont été décrites et nous avons signalé qu'elles se coloraient en rose par la phloxine, tout comme les filaments nouvellement formés. Certaines de ces granulations s'engagent dans

la base du prolongement cytoplasmique, mais disparaissent complètement plus avant. A l'endroit où apparaît le filament spiralé, on peut remarquer parfois de très petites granulations qui viennent s'accoler à lui. La substance des granules migrerait sans doute sous forme soluble et non colorable et viendrait se déposer ensuite dans le prolongement au contact des queues des spermatides. A l'appui de cette hypothèse, rappelons que les granules cytoplasmiques disparaissent complètement après l'apparition des filaments.

Dans le cas de *C. remyi*, le filament et les spermatozoïdes ont des dimensions comparables, mais il existe d'autres espèces (*C. sensillifera* par exemple), chez qui les filaments spiralés atteignent deux fois au moins la longueur des spermatozoïdes et d'autres, au contraire, où le filament est 4 à 6 fois plus petit que les spermatozoïdes. Pour expliquer l'origine du filament à partir des spermatides, il faudrait, dans le premier cas, que deux paquets de celles-ci au moins se missent bout à bout, et dans l'autre qu'une région seulement des spermatides participe à sa formation, ce qui est difficilement concevable. Chez *P. (Stygiocampa) remyi*, le filament a une allure serpentiforme, on s'explique mal comment une telle structure pourrait s'édifier à partir de spermatozoïdes.

Nous avons déjà mentionné que les testicules d'un spécimen de *C. remyi* étaient remplis de filaments spiralés, enroulés, mais qu'aucun d'entre eux ne possédait son paquet de spermatozoïdes habituel ; ces derniers, très rares, se rencontraient isolément ou groupés en petits amas. Dans ce cas, il semble bien que les filaments se soient développés en l'absence de spermatides qui ne seraient donc pas indispensables à l'élaboration du filament. Si toutes les spermatides avaient servi à la fabrication du filament, ce dernier devrait être plus gros que d'habitude, or rien de semblable n'a été observé.

4° *Conclusion* : l'origine du filament spiralé est à rechercher, selon toute vraisemblance, dans les granulations des grosses cellules pariétales. Ces granules se dissolvent, le produit migre vers les queues des spermatides au niveau desquelles il se redépose en engendrant le filament. Cette explication s'appuie sur un fait contrôlé : la disparition des granulations dans les cellules pariétales. Elle admet par ailleurs que le filament résulte du dépôt de la substance des granules et je pense que cette substance doit s'ajouter à une sécrétion des spermatides qui pourrait bien être le ciment qui unit les queues des spermatides. Le ciment, les granulations et le filament naissant ont les mêmes affinités tinctoriales : ils se colorent en rouge par la phloxine. Cette hypothèse donne une raison d'être au prolongement cytoplasmique, le rôle de canal nourricier étant à éliminer puisqu'il coiffe les queues des spermatides. Par rapport à la première hypothèse, elle a l'avantage d'expliquer la formation de tous les types de filaments observés.

IV. — SPERMATOPHORES

Le spermatophore de *C. remyi* a été découvert par SCHALLER (1954 a) qui en donne une brève description, mais ne fournit que très peu de renseignements sur sa structure. J'ai repris l'étude détaillée des spermatophores de cette espèce (1964) par observations en eau physiologique, sur frottis et sur coupes de testicules. J'ai également examiné les spermatophores de nombreuses autres espèces (1965, 1966) afin de les comparer entre eux. J'envisagerai successivement les dimensions et la structure microscopique de la gouttelette spermatique et de son pédoncule ; puis j'examinerai les modalités de l'émission des spermatophores. Enfin, je terminerai par une étude comparative de ces organites chez plusieurs espèces.

A) GOUTTELETTE SPERMATIQUE

1) Dimensions.

Chaque spermatophore comprend une gouttelette spermatique blanchâtre, portée par un pédoncule. Le diamètre de la gouttelette serait de $55\text{ }\mu$ selon SCHALLER (1954 a), mais en fait il varie de 50 à $70\text{ }\mu$ (fig. 22 A). Ces mesures ont été faites sur des gouttelettes nouvellement émises, car si l'on opère sur des gouttelettes plus anciennes, le diamètre peut atteindre $100\text{ }\mu$. Cette augmentation de volume assez considérable ne peut être due qu'à une

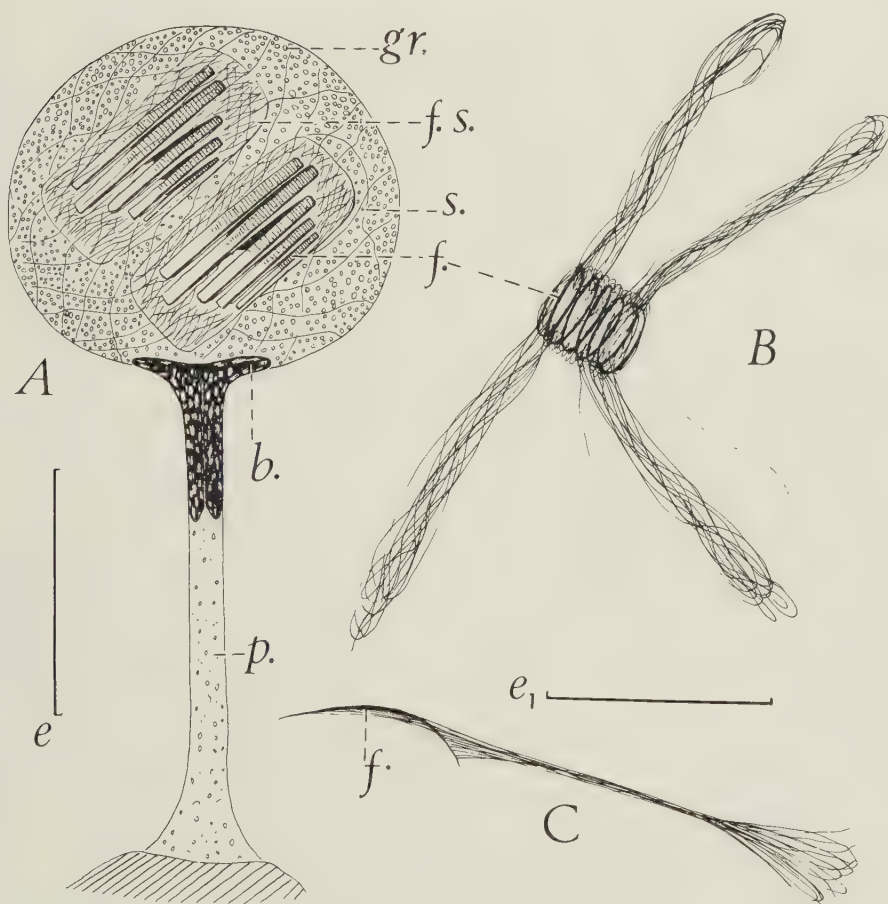


FIG. 22. — A et B. *C. remyi*. — A. Spermatophore contenant 2 faisceaux de spermatozoïdes. — B. Déroulement en écheveaux des spermatozoïdes (eau physiologique). — C. *C. ribauti*. Déroulement linéaire des spermatozoïdes. b. = bouton ; f. = filament spiralé ; f.s. = faisceaux de spermatozoïdes ; gr. = granulations ; p. = pédoncule ; s. = spermatozoïdes. e = échelle : $50\text{ }\mu$. e_1 = échelle : $100\text{ }\mu$ environ.

absorption de vapeur d'eau ambiante, ainsi que JUBERTHIE-JUPEAU (1963) l'a déjà observé chez les Symphyles. Signalons une gouttelette dont le diamètre dépassait 150 μ mais qui s'est révélée être parasitée par un mycélium. Les gouttelettes peuvent subir des déformations assez importantes sans éclater pour autant.

2) Structure microscopique.

Les gouttelettes spermatiques sont sphériques et constituées d'un liquide dans lequel baignent de très nombreuses granulations et 1 à 4 faisceaux de spermatozoïdes. Aucune membrane ne limite extérieurement la gouttelette. Quelques rares spermatophores conservent leur forme en eau physiologique et sont alors entourés d'une mince pellicule, mais ces figures sont exceptionnelles et nous ne pensons pas que cette enveloppe soit originelle ; elle résulterait d'une condensation superficielle du liquide spermatique après légère dessiccation. Les granulations sont sphériques pour la plupart, les plus grosses atteignent 3 μ de diamètre, mais le plus souvent 1 à 1,5 μ seulement. Elles proviennent pour la plupart, comme nous l'avons déjà signalé, de la désagrégation de certaines cellules pariétales du testicule et d'une sécrétion de certaines autres en fin de spermatogenèse. Outre les granules, chaque gouttelette contient un ou deux faisceaux de spermatozoïdes, rarement trois ou quatre : sur 83 spermatophores étudiés, 60 contenaient un seul faisceau, 20 en possédaient deux (fig. 22 A), 2 en contenaient trois et 1 en renfermait quatre.

Les faisceaux inclus dans les spermatophores sont identiques à ceux des testicules. Chacun d'eux atteint 40 à 50 μ de diamètre et comprend 50 à 100 spermatozoïdes enroulés parallèlement au filament qui sert de spire directrice (pl. III, 4) ; sur les 6 à 8 tours qu'elle décrit, 3 ou 4 sont sensiblement dans le même plan, tandis que les autres s'écartent plus ou moins les unes des autres. L'une des extrémités du filament est plus brièvement acuminée que l'autre. La nature chimique du filament n'a pu être reconnue. Le Feulgen et le vert de méthyle-pyronine ne le colorent pas ; lorsqu'il est en voie de formation, c'est-à-dire déroulé, il prend la phloxine, mais se colore franchement au bleu alcian lorsqu'il est enroulé. Il prend également l'éosine. La potasse à 60° ne le détruit pas complètement, une fine trame persiste. Il ne semble pas s'agir d'une substance chitinoïde ; comme le remarque JEUNIAUX (1963), la synthèse de chitine n'est localisée qu'au niveau des tissus ectodermiques, elle manque totalement au niveau des tissus mésodermiques.

Montée dans de l'eau physiologique, la gouttelette éclate, le plus souvent, et son contenu se disperse plus ou moins ; les granules sont animés d'un mouvement brownien, les spermatozoïdes s'écartent plus ou moins du filament spiralé, ils divergent le plus souvent en 3 ou 4 écheveaux un peu comme les rayons d'une roue (fig. 22 B), les têtes des spermatozoïdes étant animées de mouvements ondulatoires ; le filament conserve sa torsion intacte. Il ne semble pas que les spermatozoïdes se libèrent complètement du filament spiralé auquel ils adhèrent par l'extrémité de leur queue. Celle-ci doit pouvoir se casser au point d'attache sur le filament.

Les spermatophores qui restent entiers ont des spermatozoïdes très peu actifs voire même inactifs. Il s'agit sans doute de spermatophores vieux de 2 ou 3 jours. La survie des spermatozoïdes semble pouvoir atteindre 2 jours en milieu favorable.

3) Spermatozoïdes.

Les spermatozoïdes de *C. remyi* ressemblent à ceux qui ont été décrits et figurés par TUZET et MANIER chez *C. monspessulana*. Longs de 350-400 μ environ, leur tête est filiforme et à peine plus épaisse que la queue.

B) PÉDONCULE

Le pédoncule est élargi à ses deux extrémités, l'une supporte la gouttelette spermatique et l'autre est appliquée contre le substrat auquel elle se soude entièrement. Sa forme générale subit peu de fluctuations et seuls certains détails de structure varient. Il est transparent, long de 50 à 100 μ pour un diamètre de 7 à 12 μ , ce qui assouplit notablement la longueur de 50 μ indiquée par SCHALLER. Il est généralement plein sur son tiers ou sa moitié distale, tandis qu'à l'autre extrémité, il est creux ; ses parois recèlent de très petites cavités. Il arrive qu'un ou plusieurs spermatozoïdes restent emprisonnés dans la partie creuse. L'extrémité apicale est le plus souvent élargie en un bouton convexe, plan ou même concave, qui, dans la première éventualité, fait saillie dans la gouttelette spermatique. Ce bouton rappelle le « granule » décrit chez les Symphytes (JUBERTHIE-JUPEAU, 1956). Il fait quelquefois défaut et la gouttelette repose alors sur l'extrémité du pédoncule fendu en Y.

Origine. Pour SCHLIWA, le pédoncule est certainement élaboré par l'épithélium de la région postérieure du testicule et peut-être aussi par les glandes annexes. Cependant la région du testicule indiquée ne présente aucune différenciation particulière, par rapport aux autres zones, qui soit de nature à sécréter un pédoncule.

J'ai pu observer le spermatophore sur coupe, peu avant son émission. Le ou les faisceaux de spermatozoïdes, entourés de nombreux granules, occupent la région proximale du canal éjaculateur, tandis que dans sa région distale, là où débouchent les glandes annexes, sa lumière est remplie d'une substance amorphe, de même teinte (bleue) que le contenu des glandes, et qui préfigure le futur pédoncule. Tous les constituants de la future gouttelette spermatique étant déjà présents dans le canal éjaculateur, on peut conclure que la substance émise par les glandes annexes ne peut servir qu'à l'édification du pédoncule. Le spermatophore sortira en entier et d'un seul coup, le pédoncule faisant saillie le premier.

C) DÉPOT DES SPERMATOPHORES

1) Émission.

Décrite par SCHALLER, elle a été revue par ORELLI (1956). Je n'insisterai donc que sur certains points. J'ai observé le dépôt de spermatophores dans les boîtes contenant un ou plusieurs ♂, comme dans celles renfermant un ♂ et une ♀. La présence d'une femelle n'est donc pas indispensable, contrai-

rement à ce qu'écrit SCHALLER. Le comportement du ♂ est d'ailleurs identique dans tous les cas : l'animal recherche un lieu de dépôt favorable puis, lorsque ce dernier est découvert, il pivote deux ou trois fois sur lui-même avant de s'immobiliser. L'extrémité de l'abdomen est alors le siège de 5 ou 6 vibrations verticales auxquelles succède l'immobilité, les styles de la dernière paire et la papille génitale étant seuls en mouvement. L'émission demande 15 secondes environ, mais ce n'est que dans les deux ou trois dernières secondes qu'apparaît le spermatophore, entièrement formé, après rétraction de la papille. Il est alors appliqué sur le substrat. Le dépôt terminé, le ♂ soulève généralement son abdomen, puis reprend sa course. Mes boîtes d'élevage étant circulaires, il revient à peu près régulièrement à l'endroit du dépôt et mange alors très souvent le spermatophore émis, qu'il remplace presque toujours par un nouveau, ce manège pouvant se reproduire quatre ou cinq fois de suite. L'animal se repose ensuite pendant un temps variable ; assez souvent, il suffit de le déranger (courant d'air, par exemple) pour que l'émission reprenne.

2) Fréquence d'émission.

L'émission des spermatophores se poursuit durant toute la belle saison. Il existe toutefois des interruptions ; les plus longues, une dizaine de jours environ, succèdent à l'épuisement d'un stock de faisceaux, la maturation des faisceaux de la génération suivante n'étant pas encore terminée (les filaments sont présents mais les faisceaux ne sont pas encore enroulés). La mue détermine un arrêt de courte durée, l'émission cesse généralement deux ou trois jours avant la mue, mais elle peut reprendre le jour même de l'exuviation. Au cours d'un intermue, il peut y avoir une ou plus rarement deux périodes d'émission d'une durée de 4 à 8 jours. L'alternance de phases d'activité et de repos paraît moins marquée que chez les Arthropléones (POGGENDORF, 1956) par exemple.

En élevage au moins, l'émission peut affecter deux modalités. Dans le premier cas, elle débute par le dépôt de quelques spermatophores, atteint plus ou moins rapidement un maximum, puis décroît ensuite pour s'annuler. J'ai pu ainsi dénombrer jusqu'à 137 spermatophores déposés en 6 jours et ce nombre est certainement très au-dessous de la réalité, car beaucoup de spermatophores sont détruits accidentellement par le va-et-vient des animaux ou mangés par le ♂. La ♀ ne les mange pas et ne doit en prendre qu'un très petit nombre (1, 2 ou 3 au maximum) car nous n'avons jamais observé plus de 3 faisceaux de spermatozoïdes dans son réceptacle séminal. Je pense qu'en 8 jours un *Campodé* peut émettre 250 à 300 spermatophores, j'en ai compté plus de 100 en 24 heures.

Dans le deuxième cas, l'émission est plus discrète et s'étend sur une durée plus longue ; on ne trouve jamais plus de 1 à 3 spermatophores à la fois, alors que dans le premier cas, on pouvait en rencontrer 30 à 50, dispersés dans la boîte d'élevage ; le ♂ mange plus régulièrement ses spermatophores et ceux-ci sont le plus souvent groupés au même endroit, l'accumulation localisée de nombreux pédoncules sans gouttelettes en témoigne. J'ai pu suivre ainsi en élevage une succession d'émissions étalées assez régulièrement sur 7 intermues qui correspond à une durée de 4 mois environ.

Les ♂ émettent des spermatophores jusqu'à un âge assez avancé. Un *Campodea remyi* adulte placé en élevage le 17 septembre 1964 émettait encore des spermatozoïdes en mai 1966, c'est-à-dire plus d'un an et demi après sa mise en élevage. Ce même Campodé est mort en décembre 1967, son champ glandulaire sternal ne comptait pas moins de 650 phanères et ses testicules étaient remplis de faisceaux de spermatozoïdes. *C. remyi* peut donc atteindre un âge de 2 ans 1/2-3 ans et peut émettre des spermatophores jusqu'à sa mort qui survient souvent au moment d'une mue, ou un peu avant.

3) Histolyse des faisceaux de spermatozoïdes.

Lorsque les faisceaux de spermatozoïdes ne sont pas tous émis, des phénomènes de dégénérescence apparaissent. Ils sont moins fréquents chez les ♂ pris dans la nature, ces derniers émettant en général tout leur stock de faisceaux, que chez les individus d'élevage. La dégénérescence peut aussi se manifester pendant l'activité sexuelle entre deux cycles successifs d'émissions.

Je décrirai ce phénomène sur des animaux d'élevage, fixés à la fin d'une période d'émission des spermatophores. Le testicule comprend alors, outre la zone germinative, deux régions : une antérieure développée, régulièrement remplie de faisceaux de spermatozoïdes de la nouvelle génération et une postérieure plus réduite, représentant le 1/4 environ de la longueur totale du testicule, cloisonnée en logettes subcirculaires contiguës qui contiennent chacune un nombre variable de faisceaux de spermatozoïdes à divers degrés d'histolyse (fig. 23). Ces faisceaux appartenaient à l'ancienne génération. Le cloisonnement résulte de la prolifération des parois testiculaires : les cellules émettent des travées cytoplasmiques qui isolent les faisceaux de spermatozoïdes par paquets plus ou moins importants. La zone de dégénérescence peut elle-même être subdivisée en deux zones. Une portion antérieure située au contact des faisceaux de la nouvelle génération qui avec ses cellules aplaties et ses logettes souvent tassées, détermine une sorte de cloison entre la zone des faisceaux intacts et la zone dégénéréscente proprement dite. Les noyaux sont aplaties, certains sont échancrés ; ils atteignent 20 μ de long sur 10-12 μ de large, la chromatine de certains d'entre eux se colore mal, elle apparaît finement réticulée ; on y distingue un ou deux nucléoles elliptiques ou circulaires, atteignant 4,5 μ sur 2,5 μ . Dans la seconde zone qui est postérieure, les travées cytoplasmiques sont minces et délimitent de grosses cavités où sont emprisonnés les faisceaux de spermatozoïdes. Les noyaux sont plus rares : ils se situent dans les ponts cytoplasmiques, le plus souvent à l'intersection de plusieurs d'entre eux. Ils ont une taille comparable à celle des noyaux de la région précédente, mais leur chromatine, toujours plus distincte, se colore mieux et se présente sous forme de petites mottes irrégulières. Certains des noyaux semblent migrer en direction des faisceaux prisonniers et s'incorporer à la masse dégénéréscente.

Il existe tous les intermédiaires entre les faisceaux intacts, et le terme ultime de dégradation. Le filament spiralé des faisceaux se confond peu à peu avec les spermatozoïdes qui se déroulent et s'agglutinent en boules. Des granulations et des flaques amorphes, peu colorables, apparaissent au sein de ces agrégats. Les flaques augmentent de volume et finissent par englober la masse entière des faisceaux. On ne distingue plus alors ni spires, ni sper-



FIG. 23. — *C. remyi*. Dégénérescence des faisceaux de spermatozoïdes. f.d. = faisceaux à différents stades de dégénérescence ; f.i. = faisceaux intacts ; t.c. = travées cytoplasmiques.
e = échelle : 50 μ .

matozoïdes. Au stade final de l'histolyse, seule subsiste une masse renfermant des granules de tailles variables, qui est comprimée petit à petit vers la région antérieure, là où les cellules sont tassées. En dernier lieu, on ne trouve plus qu'un résidu peu volumineux, encore entouré d'une cloison qui sera résorbée complètement.

Il est assez curieux de constater que la dégénérescence se limite à la région postérieure et ne gagne pas la partie antérieure, remplie elle aussi de faisceaux. Une cloison sépare les deux régions, mais ne suffit pas à expliquer l'unilatéralité du phénomène. La formation de compartiments englobant les faisceaux n'est qu'une manifestation de l'aptitude particulière des grosses cellules de la paroi testiculaire à émettre des prolongements cytoplasmiques ; nous en avons observé deux autres cas très remarquables. Je n'ai pu déterminer jusqu'ici si les cellules en cause étaient les mêmes dans tous les cas ou, au contraire, si chaque type d'émission de prolongements requerrait aussi un type particulier de cellules : celles-ci ont toujours sensiblement le même aspect, c'est pourquoi une distinction est difficile à établir.

La dégénérescence peut exceptionnellement intéresser la région antérieure du testicule, alors que la région postérieure est remplie de faisceaux en bon état. Cette anomalie apparaît lors du décollement de la paroi testiculaire, consécutif à la prolifération des spermatogonies situées dans son épaisseur. La paroi se trouve rejetée et comprimée vers le centre, ce qui a pour effet d'emprisonner quelques dizaines de faisceaux, qui ne peuvent plus progresser vers la région postérieure et subissent alors une dégénérescence semblable à celle que je viens de décrire.

La dégénérescence d'éléments séminaux est fréquente chez les Arthropodes. Elle intéresse le plus souvent les formes aberrantes de spermies : c'est le cas des spermies atypiques géantes ou polypyrènes des Carabes (BOUX, 1961, 1963), mais peut toucher également des spermatocytes primaires et secondaires, et des spermatides d'apparence normale. Les spermatozoïdes sont beaucoup plus rarement atteints et BOUX (1962) pense avoir rencontré chez les Carabes l'un des premiers cas de dégénérescence de spermatozoïdes chez les Insectes. Celle-ci a lieu en octobre-novembre et n'élimine en fait qu'une minorité de spermatozoïdes (les plus âgés). Chez les Campodés, la dégénérescence des faisceaux de spermatozoïdes peut avoir lieu soit en fin de période d'activité sexuelle (septembre), elle touche alors tous les faisceaux non émis, soit en période d'activité lorsqu'une génération de faisceaux arrive à épuisement (cas décrit ci-dessus).

V. — ÉTUDE COMPARATIVE DES SPERMATOPHORES CHEZ LES CAMPODÉIDÉS

Il était intéressant de comparer les spermatophores de *C. remyi* à ceux de nombreuses autres espèces. J'ai récolté et placé en élevage 13 espèces différentes dont j'ai pu examiner de très nombreux spermatophores : *C. keruillei*, *C. rhopalota*, *C. lubbocki*, *C. chardardi*, *C. fragilis*, *C. plusiochaeta*, *C. sensillifera*, *C. pieltaini*, *C. (Paurocampa) ribauti*, *C. (P.) suenisoni*, *Plusiocampa vandeli* et *P. humilis* (ces deux dernières formes habitant les grottes) et *Lepidocampa juradoi afra*.

En outre, je peux décrire les faisceaux de spermatozoïdes observés par transparence sur des animaux montés chez les 7 espèces suivantes : *C. lankesteri*, *C. staphylinus*, *Litocampa* (*Cocytocampa*) *solomonis*, *Lepidocampa weberi*, *Plusiocampa sollaudi*, *P.* (*Stygiocampa*) *remyi* et *Hystrihocampa pelletieri*. Ces trois dernières formes étant cavernicoles.

Chez tous, les spermatophores comprennent, comme chez *C. remyi*, une gouttelette spermatique blanchâtre supportée par un pédoncule hyalin.

A) GOUTTELETTE SPERMATIQUE

Elle est sphérique ou subsphérique, blanchâtre.

1) Dimensions et structure.

Son diamètre est le plus souvent compris entre 35 et 70 μ , mais *C. sensillifera* se singularise par une gouttelette de 130 à 150 μ de diamètre, ce qui la rend visible à l'œil nu. Chez *C. pieltaini*, espèce de taille voisine de la précédente, elle atteint 100 μ . Ces deux espèces sont les plus grandes que j'aie élevées.

La gouttelette est constituée d'un liquide dans lequel baignent de très nombreuses granulations rondes de 1 à 2 μ de diamètre et 1 à 12 faisceaux de spermatozoïdes évoquant de minuscules pelotons de fil, chacun d'eux étant constitué comme chez *C. remyi* d'un filament spiralé, creux ou plein, autour duquel sont enroulés les spermatozoïdes. Chez une forme donnée, le nombre des faisceaux de spermatozoïdes peut varier entre certaines limites, mais les caractères du filament spiralé sont rigoureusement constants.

Chez *Lepidocampa juradoi afra*, une enveloppe nette limite la gouttelette, mais l'existence de cette membrane n'est pas certaine pour les autres espèces chez lesquelles le contenu de la gouttelette se disperse en général au contact d'un liquide physiologique. Il arrive cependant qu'elle conserve à peu près sa forme initiale et qu'une fine pellicule soit visible à sa surface, mais, ainsi que je l'ai déjà signalé à propos de *C. remyi*, cette pellicule apparaît à la suite de la légère dessiccation qui a lieu au moment du transport du spermatophore dans le liquide physiologique.

Le nombre et surtout la structure fine des faisceaux de spermatozoïdes sont les éléments les plus caractéristiques des spermatophores et permettent de les distinguer les uns des autres.

2) Nombre de faisceaux (Tabl. 2).

Certaines espèces (*C. rhopalota*, *C. kervillei*, *Lepidocampa juradoi afra*, *Plusiocampa vandeli*) n'ont toujours montré qu'un seul faisceau par spermatophore ; chez les autres, leur nombre varie plus ou moins ; 1 à 2 chez *C. sensillifera* ; 1 à 4 chez *C. remyi* (le plus souvent 1 ou 2) ; 2 à 4 chez *C. pieltaini* (le plus souvent 3) ; 2 à 5 chez *C. fragilis* (le plus souvent 3) ; 3 à 5 chez *C. lubbocki* (le plus souvent 4) ; 3 à 7 chez *C. suenisoni* (le plus souvent 5) ; 5 à 10 chez *C. ribauti* (le plus souvent 6 à 8) ; 5 à 12 chez *C. chardardi* (le plus souvent 5 à 7). Chez une espèce donnée, la taille de la gouttelette varie

dans une certaine mesure en fonction du nombre de faisceaux de spermatozoïdes qu'elle contient. Chez *C. sensillifera* les faisceaux, volumineux, font saillie hors de la goutte.

TABLEAU 2

	GOUTTELETTE SPERMATIQUE		PÉDONCULE
	Nombre de faisceaux	Diamètre externe du faisceau	Longueur
<i>C. rhopalota</i>	1	55-60 μ	30-65 μ
<i>C. kervillei</i>	1	50-55 μ	60-70 μ
<i>C. plusiochaeta</i>	1	45-50 μ	40-85 μ
<i>Lepidocampa juradoi afra</i>	1	40-45 μ	170-300 μ
<i>Plusiocampa vandeli</i>	1	50-55 μ	60 μ
<i>Plusiocampa humilis</i>	1 ?	50 μ	
<i>C. sensillifera</i>	1-2	80-100 μ	90-170 μ
<i>C. remyi</i>	1-4	40-50 μ	50-100 μ
<i>C. piettaini</i>	2-4 (3)	70-80 μ	100-180 μ
<i>C. fragilis</i>	2-5 (3)	35 μ	65-80 μ
<i>C. lubbocki</i>	3-5 (4)	30 μ	50 μ
<i>C. (Paurocampa) suenisoni</i>	3-7 (5)	28-30 μ	45-50 μ
<i>C. (Paurocampa) ribauti</i>	5-9 (7)	20-25 μ	100-140 μ
<i>C. chardardi</i>	5-12	25-30 μ	50-140 μ
<i>Litocampa (C.) solomonis</i>		9-10 μ	
<i>C. staphylinus</i>		42 μ	
<i>C. lankesteri</i>		57 μ	
<i>P. (Stygiocampa) remyi</i>		50 μ	
<i>Hystriocampa pelletieri</i>		57 μ	

Exceptionnellement (*C. kervillei* en élevage), les spermatophores déposés au cours des 10 jours d'une période d'émission ne contenaient aucun faisceau de spermatozoïdes. Sur coupe, les testicules de cet animal ont montré une zone antérieure avec des spermatogonies et une zone postérieure remplie de granulations très fines ressemblant assez à celles qui accompagnent normalement les faisceaux.

Il s'agit sans doute du terme ultime de dégradation des faisceaux non émis.

3) Diamètre et épaisseur des faisceaux.

Le diamètre des faisceaux est très variable (Tabl. 2). Il n'atteint que 9 à 10 μ chez *Litocampa (C.) solomonis* sur 1,5 à 2 μ d'épaisseur seulement ;

20-27 μ chez *C. suenisoni* et *C. ribauti*, pour une épaisseur de 4-6 μ . Le diamètre des faisceaux de bon nombre d'espèces varie entre 25 et 60 μ . Il atteint 75 à 80 μ chez *C. sensillifera* et *C. pieltaini*, l'épaisseur étant de 60 à 80 μ chez le premier et de 30 à 35 μ chez le second. Ces mensurations ont été faites sur coupe ; en eau physiologique, ces dimensions augmentent légèrement.

4) Filament spiralé.

Le filament spiralé est l'élément du faisceau le plus intéressant ; il a été mis en évidence chez toutes les espèces étudiées, mais sa forme et ses dimensions peuvent être très variables d'une espèce à l'autre. Chez une espèce donnée, il présente un nombre de tours de spire et une longueur sensiblement constants (fig. 24) ; 12 à 13 tours, 1 500 à 2 000 μ chez *C. sensillifera* (Tabl. 3) ; 9 tours, 800-900 μ chez *Plusiocampa humilis* ; 8-9 tours, 750-850 μ chez *C. lankesteri* ; 6-7 tours 550-750 μ chez *C. remyi* ; 6-7 tours, 500-600 μ chez *C. staphylinus* ; 5 tours, 600 μ chez *C. plusiochaeta* ; 3-4 tours, 350-450 μ chez *Lepidocampa juradoi afra*, *C. fragilis*, *C. pieltaini* ; 2 tours 1/2-

TABLEAU 3
FILAMENT SPIRALÉ

	Nombre de tours	Longueur totale	Section
<i>Litocampa (C.) solomonis</i>	1/2 à 1	25-30 μ	0,5 μ
<i>C. (Paurocampa) suenisoni</i>	1/2 à 1	40-45 μ	0,5 μ
<i>C. (Paurocampa) ribauti</i>	1 1/2	100 μ	0,5-1 μ
<i>Plusiocampa vandeli</i>	1 1/2-2	150-200 μ	1-1,5 μ
<i>Stygiocampa remyi</i>	1 1/2-2	180-210 μ	10 μ
<i>Hystriochocampa pelletieri</i>	1 1/2-2	150-200 μ	7,5-8,5 μ
<i>C. rhopalota</i>	2 1/2	350-400 μ	1-1,5 μ
<i>C. kervillei</i>	2 1/2	300-400 μ	1-1,5 μ
<i>C. lubbocki</i>	2 1/2	180-200 μ	1,5 μ
<i>C. chardardi</i>	2 1/2	150-180 μ	1 μ
<i>C. pieltaini</i>	3-3 1/2	320-350 μ	2 μ
<i>Lepidocampa juradoi afra</i>	3-4	350-450 μ	1,5-2 μ
<i>C. fragilis</i>	4	400-450 μ	1-1,5 μ
<i>C. plusiochaeta</i>	4 1/2-5 1/2	550-600 μ	5-6 μ
<i>C. staphylinus</i>	6-7	500-600 μ	3 μ
<i>C. remyi</i>	6-8	550-750 μ	3-4 μ
<i>Plusiocampa sollaudi</i>	7-8	1100-1200 μ	
<i>C. lankesteri</i>	8-9	750-850 μ	3,5 μ
<i>Plusiocampa humilis</i>	9	800-900 μ	3-4 μ
<i>C. sensillifera</i>	10-13	1500-2000 μ	2-2,5 μ

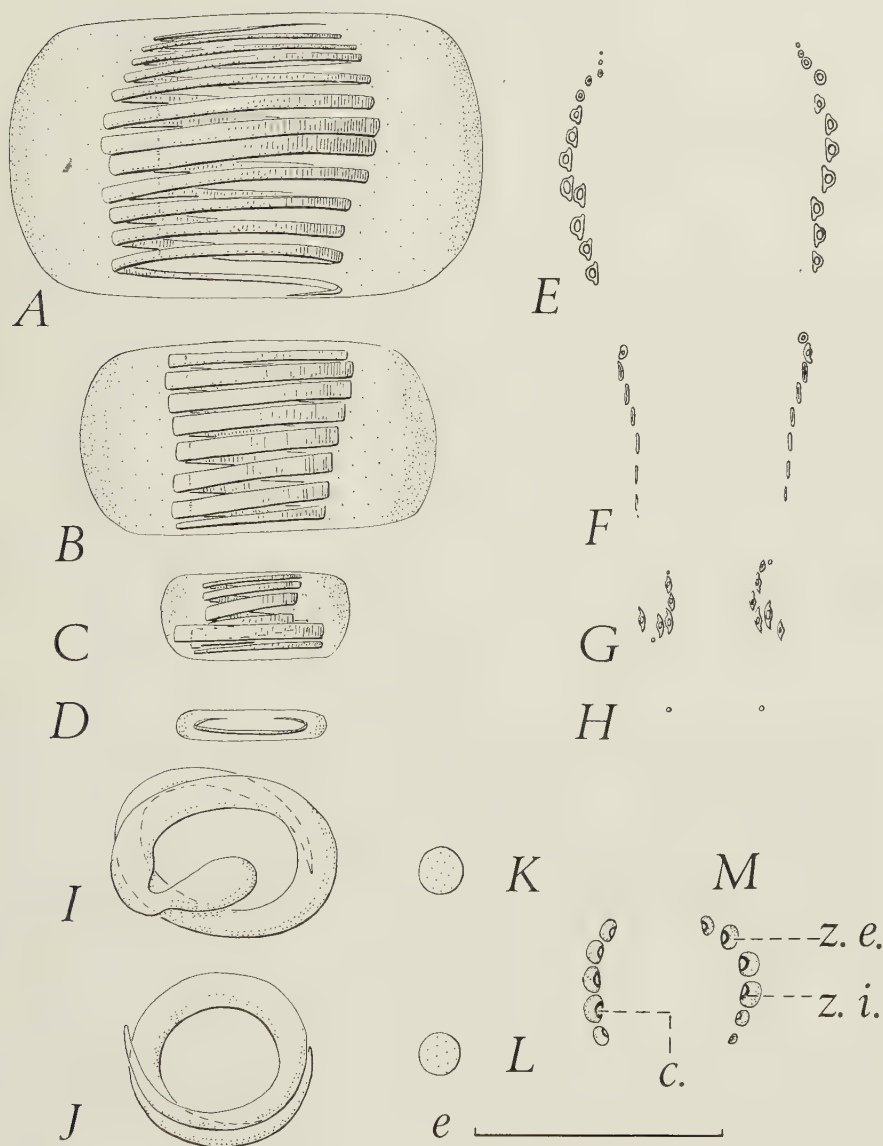


FIG. 24. — A à D. Faisceaux de spermatozoïdes vus de profil. — A. *Campodea sensillifera*. — B. *C. lankesteri*. — C. *C. remyi*. — D. *C. (P.) suenisoni*. — E à H. Section transversale du filament spiralé des 4 espèces précédentes. E. *C. sensillifera*. — F. *C. lankesteri*. — G. *C. remyi*. — H. *C. (P.) suenisoni*. — I et J. Filaments spiralés. — I. *P. (Stygiocampa) remyi*. — J. *Hystrichocampa pelletieri*. — K et L. Sections transversales des filaments précédents. — K. *P. (Stygiocampa) remyi*. — L. *Hystrichocampa pelletieri*. — M. Section du filament spiralé de *C. plusiochaeta*. c. = canalicule ; z.e. = zone externe ; z.i. = zone interne.
e = échelle : 50 μ .

3 tours, 150-400 μ chez *C. rhopalota*, *C. kervillei*, *C. lubbocki*, *C. chardardi*, *Lepidocampa weberi*; 1 tour 1/2-2 tours, 150-200 μ chez *Plusiocampa vandeli*, 1 tour 1/2, 100 μ chez *Paurocampa ribauti*. Le cas extrême de réduction nous est fourni par *P. suenisoni* dont le filament ténu décrit à peine un tour de spire et n'atteint que 40-45 μ de long et 0,5 μ de diamètre, et par *L. (C.) solomonis* qui possède un filament ne dépassant pas une trentaine de microns de long sur 0,5 μ de large environ.

Comme chez *C. remyi*, les extrémités sont effilées, l'une de celles-ci est brièvement acuminée tandis que l'autre s'amenuise progressivement. Chez bon nombre d'espèces, la section du filament est circulaire ou subcirculaire (Tabl. 3); elle est cependant hémisphérique, avec de petites expansions latérales, chez *C. remyi*, *P. humilis*, *C. sensillifera*, la face plane ou subplane étant tournée vers l'extérieur dans les 2 premières espèces et vers l'intérieur chez la dernière. Le filament est aplati chez *C. lankesteri* et *C. staphylinus*, ce qui lui confère un aspect rubané. Le filament est généralement plein quand il est de faible ou de très gros diamètre, et creux pour les dimensions intermédiaires. Je décrirai avec plus de détail les filaments de 3 espèces. Chez *C. plusiochaeta* son diamètre est le plus important de ceux que j'ai observés chez les espèces endogées; il atteint en effet 5 à 6 μ ; sa section est subcirculaire avec un bord interne plan et un bord externe convexe; en coupe, on peut distinguer une région interne, au contact de la face plane, comprenant une zone dense se colorant en bleu sombre par le bleu alcian entourant un canalicule et une région externe plus pâle constituant le reste de l'organite, beaucoup plus lâche et finement lacuneuse (fig. 24 M). C'est le seul cas de filament où l'on peut nettement distinguer 2 zones.

Chez *Hystrichocampa pelletieri* et surtout *P. (Stygiocampa) remyi*, formes cavernicoles ultra-évoluées, les filaments diffèrent par leur aspect et leur taille de tous ceux que nous avons vus. Chez *H. pelletieri*, la spire, effilée à ses deux extrémités, décrit 1 tour 1/2 à 2 tours et mesure 150-200 μ de long; sa section est circulaire et atteint 7-8 μ de diamètre, ce qui dépasse assez largement les sections habituelles. Néanmoins, ce filament est plein (fig. 24 J). Chez *P. (S.) remyi*, le filament est effilé à l'une de ses extrémités, l'autre étant renflée en une massue de 18 à 22 μ de long sur 10 μ de diamètre (fig. 24 I), une légère constriction lui fait suite puis, après un nouvel élargissement, le filament diminue régulièrement de diamètre et se termine en pointe; il décrit 1 tour 1/2 à 2 tours de spire et mesure 180 μ à 210 μ de long; sa section est circulaire sur toute sa longueur avec un diamètre moyen de 7 à 8 μ ; on ne distingue pas de canalicule. Ce curieux filament évoque un vipereau enroulé, ce qui illustre de façon saisissante la différence de forme des extrémités du filament qui existe toujours, mais est plus ou moins évidente selon les espèces.

5) Rôle du filament spiralé.

TUZET et MANIER (1956) dans leur étude sur la spermatogenèse de *C. mopsellulana* Condé, écrivent: « lorsque les spermatozoïdes sont parvenus au terme de leur évolution, ils se groupent en faisceaux en se plaçant parallèlement les uns aux autres et ils s'enroulent. C'est alors qu'est sécrétée la substance qui les entoure pour transformer ces faisceaux de spermatozoïdes en spermatophores ». Si les spermatozoïdes se groupent bien en faisceaux parallèlement les uns aux autres et s'enroulent, je n'ai jamais observé d'étui

les entourant. Par contre, ils sont enroulés suivant un filament spiralé dont l'existence est indéniable et auquel ils adhèrent par l'extrémité de leur queue, étant libres sur le reste de leur longueur. Bien que je n'ai pas pu observer le spermatophore de *C. monspessulana*, espèce peu répandue, je pense que « l'étui éosinophile » observé par TUZET et MANIER correspond au filament spiralé, éosinophile lui aussi, qui supporte les spermatozoïdes, mais n'en renferme aucun, ainsi que le révèlent les réactions de Feulgen et Rossenbeck et le vert de méthyle-pyronine. Chez *C. monspessulana*, ce filament doit décrire 1 ou 2 tours de spire, d'après les dessins illustrant le travail des auteurs.

Le rôle exact du filament n'a pu être défini avec certitude. SCHALLER (1954) mentionne des filaments enroulés en spirale (1) servant d'anneau d'éclatement ou de raidissement, mais reste très vague sur ce sujet. Je pense pour ma part que le filament spiralé n'a aucun rôle mécanique lors de la fécondation. Les faisceaux inclus dans le spermatophore restent enroulés tant que celui-ci subsiste ; ce n'est que dans un liquide physiologique que certains d'entre eux se détendent et seuls les faisceaux dont le filament décrit moins d'un tour et demi de spire sont dans ce cas. Ceux qui ont entre 1 tour et demi et 3 tours peuvent subir une légère despiralisation, tandis que ceux qui ont un nombre de tours de spire supérieur à 3 ne se despiralisent pour ainsi dire jamais. De plus, lorsque les ♀ ont été fécondées, on retrouve les filaments dans leur réceptacle séminal sans qu'ils aient subi la moindre détorsion. On peut donc affirmer que le filament spiralé ne joue aucun rôle particulier lors de la fécondation. Je pense qu'il faut rechercher son utilité au moment de l'élaboration des faisceaux de spermatozoïdes. C'est en effet, en partie au moins, grâce à lui que la cohésion du paquet de spermatozoïdes est assurée, puisqu'ils adhèrent à l'une de ses faces, mais il semble qu'il joue son rôle le plus important lors de l'enroulement du paquet de spermatozoïdes, enroulement qu'il détermine par les propriétés mécaniques qui résultent de sa forme et de ses légères différences d'homogénéité. Nous rappellerons à ce sujet l'observation de testicules dépourvus de spermatozoïdes qui renfermaient pourtant des filaments enroulés. Notons encore que le plus souvent la longueur des spermatozoïdes est proportionnelle à celle du filament spiralé, ce qui facilite leur enroulement. Enfin, on peut attribuer à ce filament une valeur plus générale de support pour les spermatozoïdes.

6) Valeur taxonomique et phylétique du filament.

L'étude des spermatophores de nombreuses espèces m'a montré que le nombre de faisceaux de spermatozoïdes par gouttelette spermatique variait dans des limites assez larges, suivant les espèces et aussi à l'intérieur d'une même espèce. Par contre, il m'est apparu que les caractères du filament spiralé étaient suffisamment stables pour constituer un critère spécifique supplémentaire pouvant servir, selon le cas, à séparer ou à rapprocher certaines formes.

Distinction de 2 espèces : C. plusiochaeta Silv., espèce de petite taille à antennes courtes et *C. tuxeni* Wygod., plus grande, à antennes plus déve-

(1) « ... die spiralfederartig aufgerollten Fäden enthalten, die als Versteifungselemente oder auch als Sprengringe aufzufassen sind ».

loppées ont une chétotaxie identique et ont été considérées par PACLT (1961) comme synonymes, la première correspondant aux individus jeunes (Status junior) et la seconde, aux âgés (Status senior). J'ai observé l'émission des spermatophores chez des *C. plusiochaeta* de 3 mm environ qui ont donc atteint à cette taille la maturité sexuelle, mais surtout j'ai constaté que les filaments spiralés des 2 espèces litigieuses sont si différents l'un de l'autre, qu'il est impossible de réunir les 2 formes malgré les ressemblances morphologiques invoquées par PACLT. Le curieux filament de *C. plusiochaeta*, décrit ci-dessus atteint 5 à 6 μ de diamètre, décrit 4 à 5 tours 1/2 de spire et présente 2 zones distinctes en section (fig. 24 M) ; le filament de *C. tuxeni* n'a que 2 μ de diamètre, décrit seulement 3 tours à 3 tours 1/2 et présente une structure homogène.

Rapprochement de 2 espèces : C. rhopalota et C. kervillei ne diffèrent que par les macrochètes des cerques qui sont plus dilatés chez *C. rhopalota*, et accessoirement par leur aire de répartition (*C. kervillei* est commun dans les Pyrénées alors que *C. rhopalota* est beaucoup plus largement répandu). Les spermatophores des 2 espèces renferment des filaments spiralés rigoureusement identiques, ce qui accentue encore leurs affinités (1).

En règle générale, les filaments spiralés courts vont de pair avec des faisceaux de petits diamètres et comprenant peu de spermatozoïdes ; en revanche, le nombre de faisceaux par gouttelette est assez élevé (jusqu'à 7 et même 12 chez certaines espèces).

De plus, il semble exister une relation entre le développement du filament et celui des phanères, principalement des macrochètes. Le filament spiralé le plus important appartient en effet à une espèce à chétotaxie très développée (*C. sensillifera*), tandis que les filaments les plus réduits caractérisent les 2 espèces de *Paurocampa* et une espèce de *Cocytocampa*, formes à chétotaxie régressée, particulièrement *C. (P.) suenisoni*. D'un autre point de vue, la régression de la chétotaxie est considérée comme un critère d'évolution et il en serait donc de même pour la réduction du filament.

Bien que le filament le plus long connu appartienne à une très grande espèce (*C. sensillifera*), il n'existe pas de relations directes entre le développement de cet organite et la taille spécifique de l'animal.

7) Spermatozoïdes.

Les spermatozoïdes, enroulés côte à côte autour du filament spiralé, sont régulièrement filiformes chez tous. Leur longueur varie d'une espèce à l'autre ; elle se situe entre 300 et 500 μ chez la plupart, mais atteint 1 000 μ chez *C. sensillifera*. Le nombre de spermatozoïdes par faisceau est en général fonction du nombre de tours de spire du filament. (*P. vandeli* fait exception avec un filament spiralé de 1 tour 1/2 à 2 tours seulement et de nombreux spermatozoïdes). Les petits faisceaux *L. (C.) solomonis* en comptent une dizaine, on en compte une vingtaine chez *P. suenisoni*, 25 à 30 chez *P. ribauti*, *C. char-dardi*. Il est difficile de les dénombrer chez les autres espèces où ils sont en plus grande quantité, une cinquantaine, au moins.

Plongés dans un liquide physiologique, les spermatozoïdes sont mobiles

(1) PACLT (1957, p. 20) considère *kervillei* comme une sous-espèce de *rhopalota*.

et divergent en groupes d'importance variable à partir de leur filament. Dans le cas de petits faisceaux chez lesquels le filament court se détend et devient subrectiligne (fig. 22 C), les spermatozoïdes sont entraînés en même temps et l'ensemble prend alors l'aspect d'un cône très peu évasé, effiloché du côté des têtes. Dans le cas de faisceaux à 2 ou 3 tours de spire, il y a déroulement plus ou moins incomplet du filament. Lorsque le nombre de tours de spire est plus élevé, le filament conserve sa torsion et les spermatozoïdes divergent en 2 ou 4 paquets, les faisceaux prenant alors souvent l'aspect de petites roues.

B) PÉDONCULE

Sa longueur absolue (30 à 300 μ) peut varier du simple au triple chez une même espèce (Tabl. 3), son calibre (4 à 18 μ) demeurant sensiblement constant. Le plus souvent, le pédoncule est à peu près égal au diamètre de la gouttelette, mais il peut être plus court de moitié (*C. rhopalota*) ou au

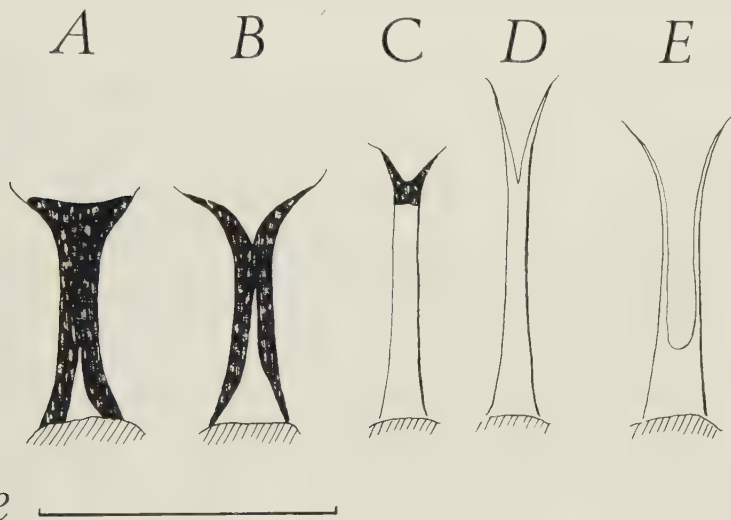


FIG. 25. — A à E. Différents types de pédoncules montrant la réduction de la partie pleine (en noir). — A et B. *C. suenisoni*. — C. *C. ribauti*. — D. *C. chardardi*. — E. *C. lubbocki*.
e = échelle : 100 μ environ.

contraire 6 à 7 fois plus long (*Lepidocampa juradoi afra*). Les pédoncules les plus longs se rencontrent généralement chez les formes de grande taille (*C. sensillifera*, *C. pieltaini*, *C. chardardi*) et les plus petits chez les formes de petites tailles (*C. plusiochaeta*, *C. suenisoni*). Il est fait d'une substance transparente où sont incluses de très petites cavités. Il est parfois creux ou plein, mais dans la majorité des cas, il n'est plein que sur une portion plus ou moins étendue de son extrémité distale (fig. 25). Celle-ci peut être renflée en un bouton de forme variable, plan, légèrement convexe, ou concave, quelque-

fois subsphérique et très volumineux. Un ou plusieurs granules de même nature que le bouton peuvent y adhérer ou être libres dans la masse spermatique (*Lepidocampa juradoi afra*). Le bouton manque très souvent, l'extrémité apicale est alors fendue en Y plus ou moins évasé.

C) ÉMISSION

Les modalités de l'émission sont sensiblement les mêmes dans tous les cas. Les temps varient un peu : 7 à 8 secondes chez *C. lubbocki* ; 15 à 20 chez *C. remyi* et *C. kervillei* ; 20 à 22 chez *C. pieltaini* ; 40 à 50 chez *Lepidocampa juradoi afra*. C'est chez ce dernier que j'ai constaté le temps le plus long ; l'émission de *Lepidocampa juradoi afra* se termine par un ample et rapide relèvement de l'extrémité de l'abdomen qui décrit ainsi un arc de cercle de plus de 90° vers le haut, comportement qui semble en relation directe avec la longueur du pédoncule (300 μ parfois). Les ♂ de beaucoup d'espèces mangent leurs spermatophores, mais je n'ai jamais observé ce « repas » chez *Lepidocampa*.

D) COMPARAISON AVEC LES SPERMATOPHORES DE DIFFÉRENTS GROUPES

Les spermatophores sont très répandus chez les Arthropodes terrestres : Myriapodes, Insectes Aptérygotes et Ptérygotes, Arachnides. Mis à part le cas des Ptérygotes (liste dans DAVEY, 1960), chez lesquels la transmission du spermatophore se fait soit par dépôt au niveau de l'organe génital ♀, soit directement dans les voies génitales ♀, tous les autres pratiquent une fécondation sans copulation.

Selon les groupes, le spermatophore est porté par un pédoncule (Symphytes, beaucoup de Collembolés, Campodéidés, certains Acariens, Pseudoscorpions, Scorpions, Pédipalpes) ou en est dépourvu.

Nous examinerons un certain nombre de cas en vue d'une comparaison avec les Campodéidés.

1) Symphytes.

Il existe une ressemblance frappante entre les spermatophores des Campodés et ceux des Symphytes (JUBERTHIE-JUPEAU, 1956, 1959). Chez ces derniers, le pédoncule et la gouttelette spermatique peuvent atteindre de plus grandes dimensions (respectivement jusqu'à 850 μ et 200 μ chez *Scutigerella*), mais dans les 2 cas, le pédoncule se termine par un bouton, ce dernier toujours bien développé chez les Symphytes. Comme chez les Campodés, les spermatophores sont émis en grand nombre et en l'absence de ♀. Toutefois, le cycle d'émission des Symphytes (JUBERTHIE-JUPEAU, 1960) n'est pas identique à celui des Campodés.

2) Collembolés.

Les spermatophores des Campodés ressemblent, extérieurement au moins, à ceux de nombreux Collembolés, pédonculés comme eux (SCHALLER, 1952 a et b ;

MAYER, 1956, 1957). Ce dernier auteur signale que la gouttelette spermatique d'*Orchesella villosa* est retenue par une sorte de fourche faite de 2 branches secondaires issues de la région subterminale du pédoncule ; chez *Tomocerus minor* (HALE, 1965), la gouttelette spermatique est retenue par la partie terminale recourbée du pédoncule ; cette même extrémité est rectiligne chez *Dicyrtoma minuta* et traverse la gouttelette de part en part. La portion apicale du pédoncule, incluse dans la gouttelette spermatique, évoque, en plus développé, les boutons ou granules rencontrés chez les Symphyles et Campodés ; il s'agit certainement d'une structure homologue. Les dimensions du pédoncule sont souvent supérieures à celles des Campodés ; par contre, la taille des gouttelettes est voisine dans les deux cas.

3) Acariens.

Les spermatophores de certains Oribates ne sont pas sans quelque analogie avec ceux des Campodés mais ils sont entourés d'une enveloppe en forme de coupe (PAULY, 1952, 1956 ; TABERLY, 1957) ; les spermatophores de certains Trombidions (ANDRÉ, 1953), émis sur une série de fils déposés peu avant, appartiennent aussi au même type. On y retrouve, chez certains, au moins, un bouton comparable à ceux des Campodés et des Symphyles ; dans certains cas (*Belba gracilipes*), il est plus saillant et plus développé.

4) Pseudoscorpions, Scorpions, Uropyges.

Chez les Pseudoscorpions, le spermatophore est encore nu quelquefois, mais il se complique chez les Uropyges et surtout chez certains Pseudoscorpions et chez les Scorpions : entouré d'une enveloppe complète chez les premiers, il est doté en outre chez les autres d'un mécanisme d'ouverture.

Dans le cadre de l'évolution de la fécondation par spermatophores, nous plaçons les Campodés au bas de l'échelle, immédiatement après les Symphyles, et sur le même plan que les Oribates et les Collembolés Arthropléones. Nous les rétrogradons par rapport à la classification, proposée par L. JUBERTHIE-JUPEAU, car la présence de ♀ ne semble pas intervenir de façon décisive dans l'augmentation du nombre de spermatophores émis, contrairement à l'opinion de SCHALLER (1954 b). Dans certains cas, il est vrai, il semble que le ♂ émette davantage de spermatophores en présence d'une ♀ que seul, mais je pense que la présence de ♀ provoque essentiellement des ruptures de repos du ♂ par suite de ses déplacements dans l'espace confiné de la boîte d'élevage. En effet, si on remplace l'activité de la ♀ par un léger courant d'air obtenu en ouvrant le couvercle de la boîte d'élevage, le ♂ au repos reprend sa course et émet de nouveau.

E) PRISE DU SPERMATOPHORE PAR LA ♀

L'unique observation est due à ORELLI. La ♀ prospecte lentement la surface du sol avec ses antennes puis, après avoir découvert un spermatophore, elle place le 8^e segment à son niveau. L'abdomen se tourne alors légèrement de côté de façon que la papille génitale dilatée prenne la tête du spermatophore. La prise est rapide et la ♀ se retire dans sa cachette. Je n'ai pas pu revoir cette phase de la fécondation et ne puis savoir si l'observation d'ORELLI peut-être généralisée, ou s'il existe, au contraire, un comportement spécifique des ♀.

Étant donné que les spermatophores des Campodés ont des dimensions relativement voisines, il n'y a aucun obstacle d'ordre mécanique à la prise du spermatophore d'une espèce par la ♀ d'une autre ; cependant, les hybrides sont inconnus là où plusieurs espèces cohabitent. En dehors d'une incompatibilité génétique, il pourrait bien exister un processus empêchant une ♀ donnée de prendre le spermatophore d'une autre espèce ou, plus vraisemblablement, l'attirant vers celui de sa propre espèce. Les glandes des appendices et celles du tractus génital des ♂ sont très voisines chez toutes les espèces étudiées ; par contre, les glandes sternales présentent des divergences spécifiques dans la nature de leur produit de sécrétion. Il est possible que le ♂ émette une légère sécrétion de ses glandes sternales au moment du dépôt du spermatophore, ce qui permettrait à la ♀ de localiser l'organite et d'en reconnaître l'origine. Cette hypothèse se heurte au cas des ♂ dépourvus de poils sternaux, mais on peut objecter que les « fils signaux » qui guident effectivement les ♀ de Diplopodes Pénicillates manquent chez une famille entière (Lophoproctidés) qui pratique néanmoins le même type de fécondation.

VI. — RÉSUMÉ DU DEUXIÈME CHAPITRE

Dans ce chapitre, un type original et complexe de spermatogenèse est décrit et un critère systématique nouveau, fondé sur le filament spiralé contenu dans les faisceaux de spermatozoïdes est proposé.

Cette spermatogenèse se singularise par plusieurs particularités : groupement des spermatides en petites touffes, puis émission, par les cellules pariétales des testicules, de prolongements cytoplasmiques qui captent les touffes de spermatides par la pointe coalescente de leurs queues, fait unique à ma connaissance ; enfin, apparition d'un filament au sein de chaque prolongement cytoplasmique qui assurera, par la suite, l'enroulement spiralé des touffes de spermatides.

L'étude des spermatophores d'une vingtaine d'espèces de Campodés permet de souligner l'importance du filament spiralé en systématique.

CHAPITRE III

NEUROSÉCRÉTION ET GLANDES ENDOCRINES

Depuis une vingtaine d'années, les nombreuses recherches concernant la neurosécrétion, les glandes endocrines et leurs rôles physiologiques ont permis de montrer l'unité de structure de ces organes dans les différents groupes de Ptérygotes et de dégager quelques principes fondamentaux de leur action hormonale. Chez les Aptérygotes, les travaux relatifs à ces questions sont restés longtemps fragmentaires, sans doute en raison de la petitesse de ces animaux et des difficultés rencontrées pour leur appliquer des méthodes expérimentales. Il était pourtant d'importance de savoir si le schéma général des systèmes hormonaux, bien connus chez les Insectes supérieurs, est applicable aux Aptérygotes. Les données anatomiques acquises récemment confirment l'identité de structure à peu près complète des appareils dans les 2 groupes. Chez les Campodés, j'ai mis en évidence des cellules neurosécrétrices dans tout le système nerveux central ; j'ai découvert les *corpora cardiaca* (organes neurohémaux) ; j'ai confirmé et précisé l'existence des *corpora allata* découverts par CAZAL (1948) ; enfin, j'ai décrit pour la première fois la glande de mue qui est active pendant toute la vie.

I. — ANATOMIE SUCCINCTE DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL

Le système nerveux central comprend le cerveau, le ganglion sous-œsophagien et la chaîne nerveuse ventrale.

Les premières descriptions sont de GRASSI (1888). Une étude beaucoup plus complète est due à HOLMGREN (1916) qui fait connaître l'anatomie et la structure fine du cerveau de *C. staphylinus*. HANSTRÖM (1940) constate l'identité de structure du cerveau de *C. redii* avec celui de *C. staphylinus* étudié par HOLMGREN. HANSTRÖM ne mentionne ni *corpora cardiaca*, ni *corpora allata* et pense qu'ils n'existent pas. CAZAL (1948) signale, le premier, dans la partie postérieure de la tête, deux petites formations dépourvues de toute connexion et pense qu'il pourrait s'agir de *corpora allata*. En ce qui concerne les *corpora cardiaca*, il lui paraît possible d'affirmer leur absence.

J'ai revu l'anatomie du système nerveux central de *C. remyi* à partir de coupes sériées après coloration d'histologie générale et imprégnation argentine selon la méthode de HOLMES (1947) après fixation au Carnoy.

A) CERVEAU

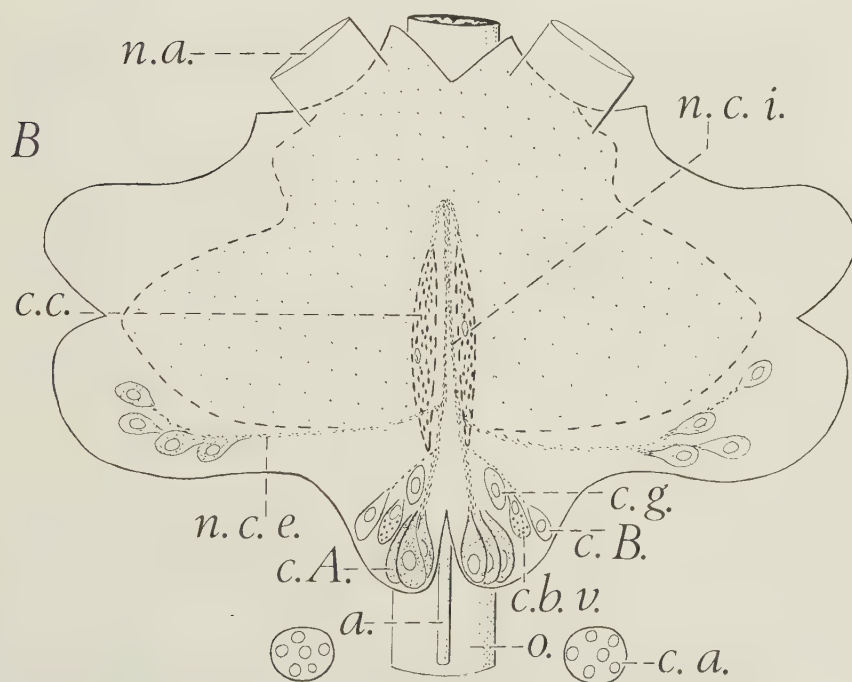
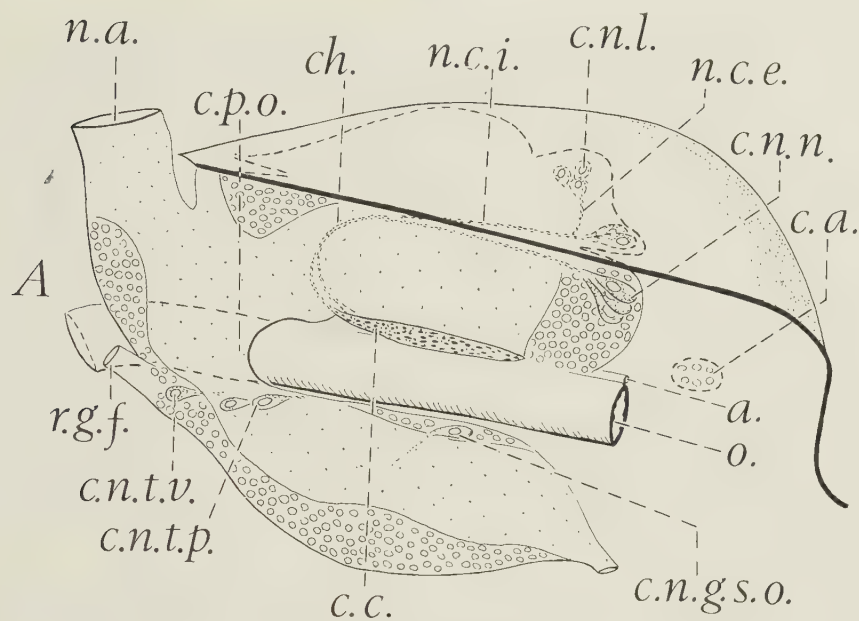
Le cerveau de *C. remyi*, plus large que long, assez volumineux, occupe une grande partie de la tête ; on y rencontre les trois ganglions classiques, situés les uns au-dessous des autres (Fig. 26).

1) Protocérébron.

Il est bien développé et comprend 2 lobes latéraux, largement unis l'un à l'autre, sauf en région postérieure où chacun d'eux présente une éminence subconique appelée lobe nuchal (Nackenlobe) par HOLMGREN. En région moyenne, les lobes s'élargissent et s'incurvent ventralement sur leurs bords latéraux. Sur la marge latérale de chacun d'eux, on distingue 2 petits lobes (globuli I et II). Vers l'avant, le protocérébron se rétrécit brusquement. Le neuropile est bien développé ; l'écorce ganglionnaire, constituée de petites cellules toutes semblables, ne recouvre pas tout le protocérébron. Elle est importante au niveau des régions postérieures et latérales, elle manque en beaucoup de points de la face ventrale et sur une grande surface en région moyenne et dorsale. En région antérieure et dorsale, l'écorce réapparaît. HOLMGREN signale qu'elle est à la limite proto-deutocérébron ; il semble bien en effet qu'une partie au moins de cette écorce, située en région submédiane antérieure, appartienne au deutocérébron. Certains des axones contribuent nettement à la formation du nerf antennaire. Notons enfin que la face inférieure du protocérébron est parcourue par un sillon sagittal.

Latéralement, les globuli I et II sont repérables par leurs petites cellules chromatiques au niveau des 2 lobes signalés plus haut. Dans la région postérieure du cerveau, on distingue le corps central (Zentralkörper) formé de 9 lobes internes (8 paires et un médian). A la base des cônes formés par les lobes nucaux et juste en arrière du corps central se trouve le pont protocérébral. L'une des caractéristiques essentielles du cerveau des Campodés est le grand développement des lobes nucaux.

FIG. 26. — *C. remyi*. — A. Schéma général de l'emplacement des cellules neurosécrétrices dans le cerveau et le ganglion sous-œsophagien, du cheminement des produits de neurosécrétion, des organes neurohémaux et des *corpora allata*. — B. Cerveau en vue dorsale avec les mêmes constituants (le ganglion sous-œsophagien n'est pas représenté). Ecorce ganglionnaire (en blanc). a. = aorte ; c.A. = cellules neurosécrétrices « A » ; c.a. = *corpora allata* ; c.B. = cellules neurosécrétrices « B » ; c.b.v. = cellules neurosécrétrices bleu-vert ; c.c. = organes neurohémaux ; c.g. = cellules gris-bleu ; ch. = cheminement ; c.n.g.s.o. = cellules neurosécrétrices du ganglion sous-œsophagien ; c.n.l. = cellules neurosécrétrices latérales ; c.n.n. = cellules neurosécrétrices nucales ; c.n.t.p. = cellules neurosécrétrices tritocérébrales postérieures ; c.n.t.v. = cellules neurosécrétrices tritocérébrales ventrales ; c.p.o. = collier périœsophagien ; n.a. = nerf antennaire ; n.c.e. = nerf cardiaque externe ; n.c.i. = nerf cardiaque interne ; o. = œsophage ; r.g.f. = racine du ganglion frontal.



2) Deutocérébron.

Il est fait de 2 gros lobes, séparés l'un de l'autre sur la face antéro-dorsale par un profond sillon. Le deutocérébron est recouvert antérieurement par un cortex épais, surtout médialement. Il comporte des cellules ganglionnaires banales et quelques grosses cellules. Dorsalement, se trouve la zone corticale située à la limite proto-deutocérébron. De chaque lobe s'échappe, vers l'avant et latéralement, un gros nerf antennaire. Les commissures deutocérébrales sont rejetées en arrière.

3) Tritocérébron.

Il est en continuité avec le deutocérébron et comprend 2 lobes symétriques par rapport à l'œsophage et situés un peu au-dessous de lui, disposition observée par BITSCH (1963) chez les Machilides. Vers l'avant et vers le haut, s'échappent les deux racines du ganglion frontal qui rejoignent à la base de la lèvre supérieure le ganglion frontal impair duquel part un nerf récurrent dépourvu de ganglion sur son trajet. Il existe une commissure tritocébrale antérieure sous-œsophagienne.

B) GANGLION SOUS-ŒSOPHAGIEN ET CHAÎNE NERVEUSE VENTRALE

Le ganglion sous-œsophagien est une masse volumineuse résultant de la fusion de plusieurs ganglions (mandibulaire, maxillaire, labiaux). Son neuropile est important et l'écorce ganglionnaire recouvre ses faces ventrales et latérales, ainsi qu'une zone médiane et dorsale.

Le collier périœsophagien se rattache, sans limite nette, à l'extrémité inférieure des lobes tritocérébraux. Parmi les fibres qui le constituent certaines viennent du protocérébron, d'autres du deutocérébron, d'autres enfin du tritocérébron. Les connectifs sont assez épais et ne montrent de cortex ganglionnaire qu'en région ventrale, ce dernier est en continuité avec le cortex du ganglion sous-œsophagien.

La chaîne nerveuse comprend 3 paires de ganglions thoraciques et 7 paires de ganglions abdominaux, la dernière paire étant la plus développée. Le cortex se rencontre en région antérieure et ventrale, et en région dorsale.

II. — NEUROSECRETION CÉRÉBRALE ET ORGANES NEUROHÉMAUX

J'ai étudié (1962) les cellules neurosécrétrices et les *corpora cardiaca* en employant les colorations électives du produit de neurosécrétion : hématoxyline chromique-phloxine selon GOMORI (1941), fuchsine paralaldéhyde-picro-indigocarmin selon GABE (1953) et bleu alcian-phloxine selon HERLANT (1958). Les animaux ont été fixés au Bouin aqueux et coupés à 7,5 μ .

A) CELLULES NEUROSECRETRICES DES LOBES NUCAUX

Elles forment 2 amas égaux (fig. 26, 27 et 28 A et pl. IV, 1, 2 et 4) sensiblement symétriques par rapport au plan sagittal, localisés dans la partie moyenne et postéro-dorsale des lobes, toutefois certaines cellules peuvent se rencontrer jusque dans la partie ventrale. Chaque amas comprend 7 à 15 cellules, en moyenne 10 à 11. Ces cellules sont de grande taille par rapport aux neurones ordinaires, piriformes ou fusiformes à cytoplasme très abondant et renferment un produit de neurosécrétion. Elles atteignent 15 à 30 μ de long et 8 à 12 μ de large. On peut en distinguer 4 types principaux dont les deux premiers correspondent aux cellules A et B de NAYAR (1955).

1) Cellules A.

Ce sont les plus nombreuses (8 à 12) ; elles se situent près du plan sagittal, en région postérieure des lobes nucaux (fig. 27 et 28 A). Elles sont piriformes ou ovalaires, atteignant 15 à 30 μ de long sur 8 à 12 μ de large. Leurs noyaux ovoïdes, plus gros que ceux des cellules voisines, atteignent 6 à 8 μ

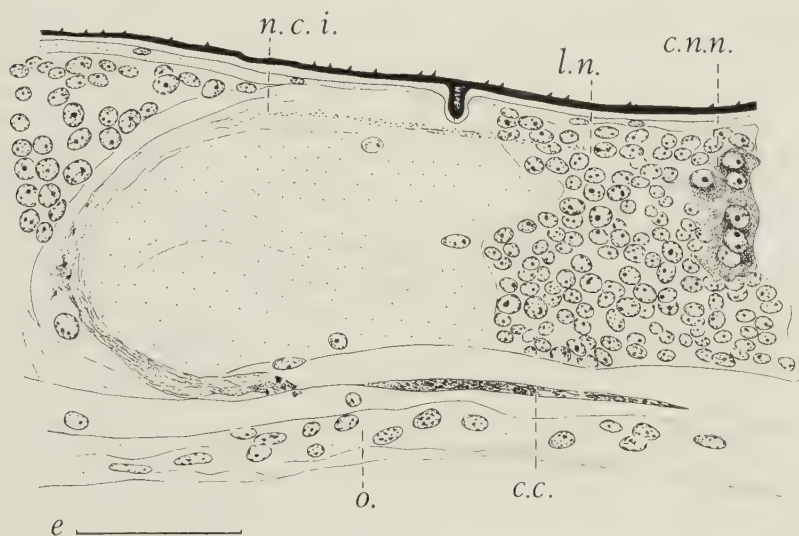


FIG. 27. — *C. remyi*. Protocérébron en coupe longitudinale. c.c. = organe neurohémal ; c.n.n. = cellules neurosécrétrices nucales ; l.n. = lobe nucal ; n.c.i. = nerf cardiaque interne ; o. = paroi dorsale de l'œsophage.
e = échelle : 50 μ .

dans leur plus grand axe et renferment une chromatine clairsemée ; ils présentent 1 ou 2 nucléoles subsphériques homogènes de 1 μ de diamètre environ. Dans les cellules, les noyaux occupent une position centrale ou sont localisés près du départ de l'axone. Le produit de neurosécrétion se colore

en bleu-noir par l'hématoxyline chromique et se présente sous forme de petits granules abondants, agglomérés par endroit ; le bleu alcian confère au cytoplasme une coloration intense bleu foncé sur laquelle se détachent de petits granules encore plus sombres. Après l'emploi de la fuchsine paral-déhyde, on distingue des granulations très denses ainsi que des plages homogènes colorées en violet pourpre. A l'Azan, elles prennent une teinte jaune orangé. Chez un même animal, ces cellules ne sont pas toujours au même stade sécrétoire, certaines sont bourrées de produit de sécrétion, d'autres ne montrent que quelques granules dispersés dans un cytoplasme vacuolaire ; parfois même, toutes sont pauvres en produit de neurosécrétion ; enfin, quelques volumineuses cellules à cytoplasme vacuolaire sont dépourvues de neurosécrétion. Dans la partie proximale des axones, le produit de neurosécrétion est visible sous forme de granules très fins assez régulièrement disposés.

2) Cellules B ou cellules phloxinophiles.

A l'extérieur de chacun des amas de cellules A et toujours en région postérieure se trouve généralement une cellule de type B (fig. 26 B). Sa position n'est pas fixe. Elle est le plus souvent dans la région dorsale des lobes, mais on peut aussi la rencontrer en région subventrale. Dans 70 % des cas environ, elle est dorsale par rapport à une cellule neurosécrétrice bleu-vert dont il va être question, alors que dans 30 % des cas elle est ventrale par rapport à cette même cellule. Elle peut être dorsale par rapport à la cellule bleu-vert dans un lobe et ventrale, par rapport à celle-ci, dans le lobe symétrique ; enfin, elle peut manquer totalement, mais je pense qu'elle est alors vide de neurosécrétion. Étant donné les variations de position de cette cellule, on peut penser qu'il en existe en fait plusieurs qui fonctionnent alternativement.

Les cellules B sont piriformes ou parfois subcirculaires. Elles atteignent 10 à 20 μ de long sur 7 à 11 μ de large. Le noyau, rond ou ovale, atteint 6 à 9 μ de long sur 4 à 6 μ de large ; il présente une chromatine clairsemée renfermant un nucléole subcirculaire de 1 à 2 μ de diamètre. Le cytoplasme contient un produit de neurosécrétion, finement granuleux ou aggloméré en flaques, coloré en rose-rouge par la phloxine ; on rencontre assez fréquemment des vacuoles. Lorsque la neurosécrétion est abondante, il existe parfois 2 ou 3 corpuscules grisâtres, plus ou moins rectangulaires, près du noyau ; peut-être s'agit-il de l'appareil de Golgi ?

3) Cellules bleu-vert.

Ce type de cellules se colore en bleu-vert clair par le bleu alcian (fig. 26 B). Il en existe une dans chaque lobe nuchal. Dorsales, mais plus antérieures que les cellules B, elles sont généralement dans le même plan longitudinal que ces dernières ou un peu plus latérales, leur position est plus stable que celle des cellules B. Le plus souvent, elles atteignent 10 à 18 μ de long sur 6 à 10 μ de large. Le noyau, subsphérique ou ovale atteint 6 à 8 μ de long sur 4 à 7 μ de large. Il est pauvre en chromatine et présente un petit nucléole. Le cytoplasme contient un produit de neurosécrétion très finement granuleux bleu-vert-clair. Ces cellules paraissent absentes chez certains individus, sans doute sont-elles vides de neurosécrétion.

4) Cellules gris-bleu.

En région dorsale et antérieure de chaque lobe, on rencontre assez souvent une cellule neurosécrétrice dont le contenu, peu abondant et granuleux, présente une teinte gris-bleu au bleu alcian qui diffère assez nettement de celle des cellules A (fig. 26 B). Cette cellule ovale atteint 12 à 17 μ de long sur 7 à 10 μ de large et son noyau 5,5 à 7 μ de long sur 4 à 6 μ de large. Étant donné la teinte, je pense qu'il s'agit d'un type différent de celui des cellules A.

B) CONNEXION DES CELLULES NEUROSÉCRÉTRICES NUCALES

A chaque amas de cellules neurosécrétrices fait suite un nerf qui chemine vers l'avant dans la portion dorsale et submédiane du neuropile cérébral (fig. 26 et 27). Il ne semble pas que l'axone émis par les cellules bleu-vert participe à la formation de ce nerf ; bien que son axone ne soit pas visible, l'orientation de cette cellule (vers la région antéro-ventrale) permet de penser que celui-ci passe plus bas que le nerf cardiaque.

Indépendants dans les lobes nucaux, les 2 nerfs ainsi formés sont presque contigus sur le reste de leur trajet ; dans la partie médiane et antérieure du neuropile cérébral, ils décrivent une courbe à concavité postérieure au niveau de laquelle on voit quelques fibres s'entrecroiser, observations déjà faites par B. SCHARRER (1952), chez une Blatte. Ils s'individualisent ensuite dans le court espace qui sépare leur sortie du neuropile, de la partie antérieure des organes neurohémaux (pl. IV, 1). Les nerfs sont d'assez fort diamètre, de structure plutôt lâche, mais facilement repérables par le produit de neurosécrétion qu'ils renferment. Ce dernier se présente sous forme de flaques assez volumineuses, de grains et de granules très ténus, parfois disposés en chapelet, ainsi que de petits granules phloxinophiles. Ces nerfs sont les équivalents des nerfs cardiaques internes des autres Insectes.

C) CELLULES NEUROSÉCRÉTRICES DES LOBES LATÉRAUX

Les cellules neurosécrétrices de chacun de ces lobes sont situées dorsalement, selon un arc de cercle postérieur allant des globuli I jusqu'au voisinage des lobes nucaux (fig. 26 et 28). Ces cellules, en nombre variable, sont plus ou moins espacées, mais elles sont toujours plus nombreuses dans la région latéro-postérieure ; leur nombre se situe entre 4 et 9 pour chaque lobe. Leur forme est comparable à celle des cellules neurosécrétrices des lobes nucaux, mais elles sont nettement plus petites, leur taille atteignant 10 à 15 μ au maximum. Leurs noyaux sont sensiblement identiques à ceux des cellules nucales, mais leur cytoplasme par contre est moins abondant, il renferme un produit de neurosécrétion granuleux colorable par l'hématoxyline chromique, le bleu alcian et plus nettement par la fuchsine paraldéhyde. Cependant, la coloration de ces cellules est toujours plus faible que celles des cellules des lobes nucaux.

D) CONNEXION DES CELLULES NEUROSECRETRICES LATÉRALES

Le trajet des axones est peu net, mais la présence des granules de neurosécrétion permet de le suivre assez facilement chez la plupart des spécimens (fig. 26 et pl. IV, 3).

Les granules cheminent dans le neuropile postérieur et rejoignent les nerfs cardiaques internes dans leur région postérieure et dorsale à peu près au point où ces derniers émergent de l'écorce ganglionnaire des lobes nucaux.

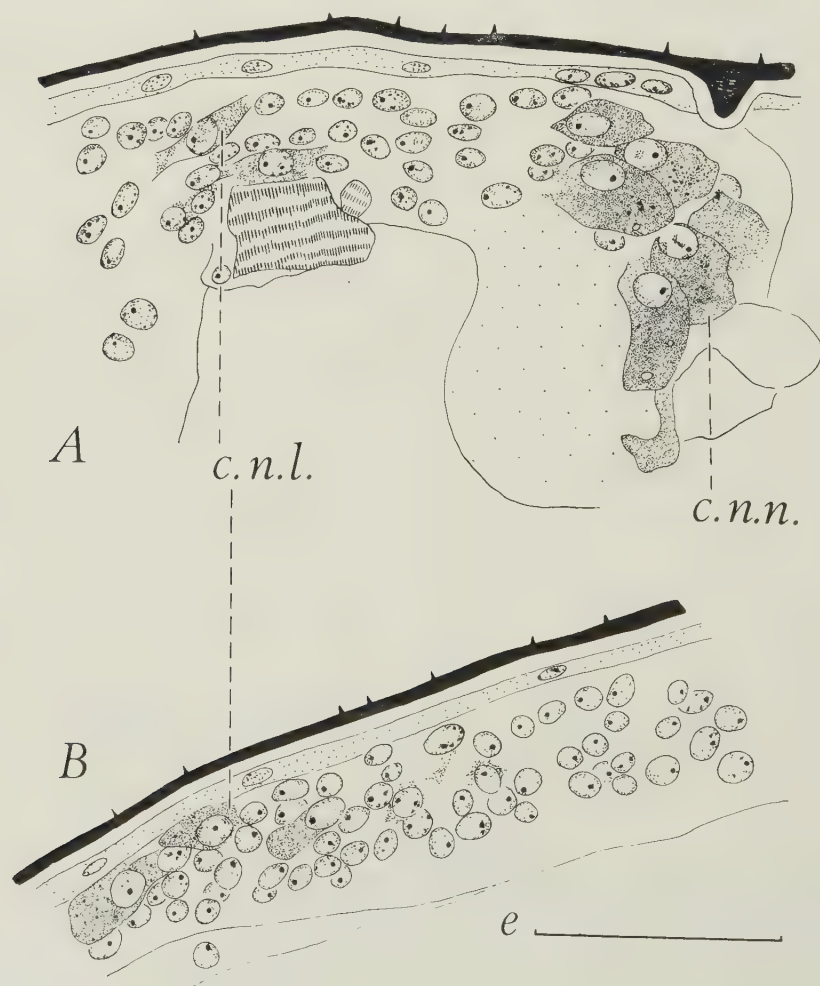


FIG. 28. — *C. remyi*. — A. Coupe transversale du protocérébrum ; à droite, région nucale, à gauche région latérale proximale. — B. Cellules latérales distales. c.n.l. = cellules neurosécrétrices latérales ; c.n.n. = cellules neurosécrétrices nucales. e = échelle : 50 μ .

Les nerfs issus des cellules neurosécrétrices latérales représentent les nerfs cardiaques externes des autres Insectes. Ils ont ici la particularité de n'être indépendants que sur un court trajet intracérébral et de s'intégrer aux nerfs cardiaques internes dès leur sortie de l'écorce ganglionnaire nucale.

Chez les Collemboles Poduromorphes à pièces buccales non modifiées (CASSAGNAU et JUBERTHIE, 1967 a) et chez les Symphypléones (CASSAGNAU, JUBERTHIE et RAYNAL, 1967) les nerfs cardiaques internes et externes se réunissent juste avant leur sortie du cerveau.

E) CYCLE DES CELLULES NEUROSECRÉTRICES NUCALES ET LATÉRALES

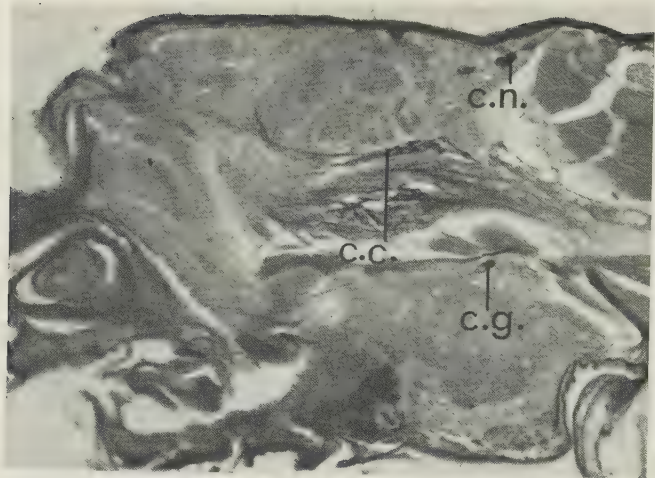
L'examen de nombreux individus des 2 sexes, prélevés à intervalles réguliers tout au long d'une année, n'a pas permis de mettre en évidence un cycle net. Les mêmes constatations ont été faites lorsque j'ai tenté de mettre en évidence les variations d'activité de ces cellules en fonction du cycle de mue. Dans l'ensemble, on trouve presque toujours un nombre à peu près constant de cellules neurosécrétrices chargées de produit de neurosécrétion. Tout au plus peut-on dire que ces cellules apparaissent plus remplies en hiver. A de rares exceptions près, le cheminement est toujours visible, sa densité variant dans des limites assez larges. Des observations semblables ont été faites à propos des organes neurohémaux dont l'état de charge ou de vacuité ne paraît pas, à première vue tout au moins, être en rapport direct avec un état physiologique précis.

F) CELLULES NEUROSECRÉTRICES PROTOCÉRÉBRALES CHEZ LES APTÉRYGOTES

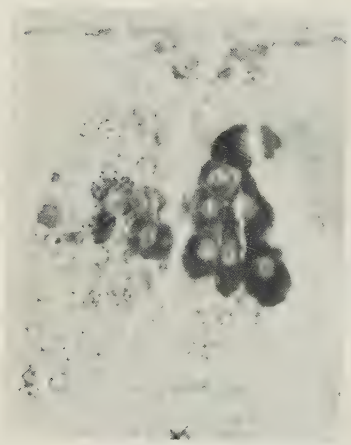
Des cellules neurosécrétrices ont été mises en évidence dans 3 autres groupes d'Aptérygotes : Machilides, Lépismatides, Collembolés. HANSTRÖM (1940) puis GABE (1953), BART (1962, 1963), WATSON (1963), ont décrit ces cellules dans les 2 premiers groupes. Chez *Petrobius maritimus*, les cellules neurosécrétrices cérébrales « A » et « B » à l'origine des nerfs cardiaques internes se situent dans les organes frontaux et les zones frontales latérales. Chez *Thermobia domestica*, les deux types précédents de cellules neurosécrétrices ont été localisés dans les organes frontaux latéraux. Dans les 2 groupes, il existe des cellules neurosécrétrices latérales. Chez les Collembolés les éléments neurosécréteurs sont décrits pour la première fois par CASSAGNAU et JUBERTHIE (1966, 1967 a, 1967 b), CASSAGNAU, JUBERTHIE et RAYNAL (1967), ils sont peu nombreux et appartiennent surtout au type A. Les cellules neurosécrétrices latérales sont, elles aussi, très peu nombreuses.

G) ORGANES NEUROHÉMAUX

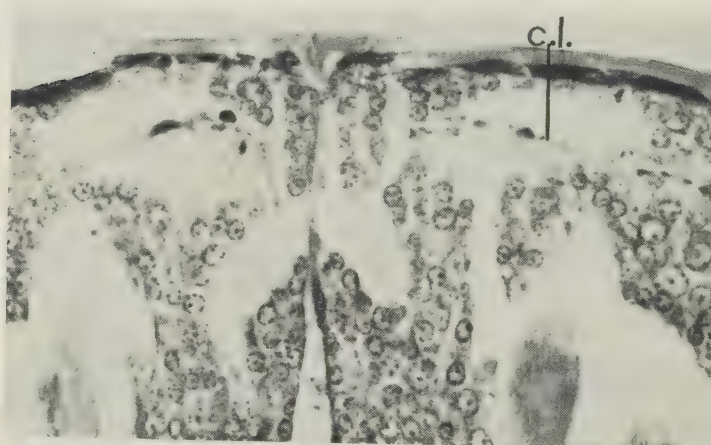
J'ai décrit ces organes pour la première fois en 1962. Ils forment 2 masses allongées, grossièrement fusiformes symétriquement disposées dans la



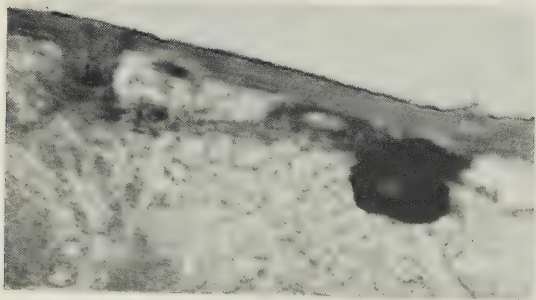
1



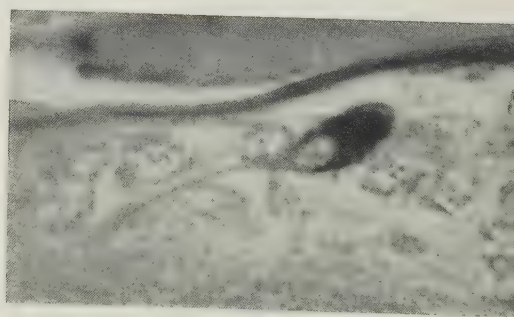
2



3



4



5

région latéro-dorsale de l'œsophage (fig. 26, 27 et 29 et pl. IV, 1). Ils s'étendent de la partie postérieure des lobes nucaux jusqu'au tiers antérieur environ du neuropile cérébral, région où ils se relient alors aux nerfs cardiaques internes et externes réunis ; leur longueur est de 70 à 80 μ environ, leur largeur maximale atteinte en région postérieure est de 15 à 20 μ . Chacun d'eux est ventralement au contact du vaisseau dorsal. Ils sont traversés dans leur partie postérieure par 2 muscles symétriques qui relient la capsule céphalique aux parois latéro-dorsales de l'œsophage. Ils sont formés de fibres nerveuses lâches dont le trajet est souligné localement par le produit de neurosécrétion. Ce dernier s'accumule par endroits sous forme de flaques et de grains. Ils renferment également un second produit de sécrétion, peu abondant, sous forme de gouttelettes qui se colorent par la phloxine. De plus, on y distingue 1 ou 2 petits noyaux allongés assez riches en chromatine, le cytoplasme des cellules correspondantes étant peu ou pas visible sur le matériel étudié.

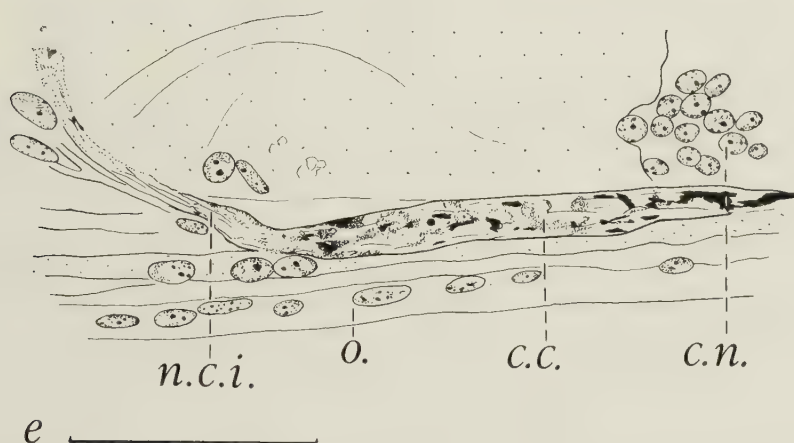


FIG. 29. — *C. remyi*. Détail d'un organe neurohémal. c.c. = organe neurohémal avec flaques et granules de neurosécrétion ; c.n. = cellules nucales ; n.c.i. = nerf cardiaque interne ; o. = paroi dorsale de l'œsophage.
e = échelle : 50 μ .

PLANCHE IV

C. remyi. — Fig. 2, 3, 4 : Bouin ordinaire ; bleu alcian-hémalum-phloxine. Fig. 1 et 5 : Fuchsine paral-déhyde-picro-indigo-carmin.

FIG. 1. — Tête en coupe longitudinale. On aperçoit les cellules neurosécrétrices nucales, l'extrémité des nerfs cardiaques internes, les organes neurohémaux et une cellule neurosécrétrice du ganglion sous-œsophagien. c.c. = organes neurohémaux ; c.n. = cellules neurosécrétrices nucales ; c.g. = cellule neurosécrétrice du ganglion sous-œsophagien ($\times 150$).

FIG. 2. — Cellules neurosécrétrices nucales en coupe transversale ($\times 500$).

FIG. 3. — Coupe transversale en région postérieure du protocérébron. On distingue le cheminement latéral (nerfs cardiaques externes). c.l. = cheminement latéral ($\times 500$).

FIG. 4. — Cellules neurosécrétrices nucales avec départ des axones (coupe transversale) ($\times 1000$).

FIG. 5. — Cellule neurosécrétrice du ganglion sous-œsophagien (coupe transversale) ($\times 1000$).

Lorsque j'ai décrit ces organes, je n'avais pu préciser l'origine du produit de sécrétion phloxinophile qu'ils renfermaient et je les avais appelés *corpora cardiaca*. Depuis, j'ai observé qu'ils étaient dépourvus de cellules sécrétrices propres et que le produit phloxinophile provenait des cellules neurosécrétrices « B » des lobes nucaux, quelques gouttelettes colorées en rouge sont observables le long des nerfs cardiaques internes. Aucun nerf ne prolonge ces organes vers l'arrière, ils constituent donc le renflement terminal des nerfs cardiaques I et II réunis et jouent simplement le rôle de réservoir pour l'ensemble de la neurosécrétion protocérébrale, le produit de sécrétion étant vraisemblablement éliminé au niveau de l'aorte. Ils correspondent ainsi à la région neurohémale des *corpora cardiaca* des Ptérygotes. Chez les Collembolés, JUBERTHIE et CASSAGNAU ont décrit des formations identiques qu'ils désignent sous le nom d'organes neurohémaux, dénomination que j'adopte ici.

H) COMPARAISON AVEC LES AUTRES APTÉRYGOTES

Les organes neurohémaux des Campodés ont une structure très réduite par rapport à celle des Ptérygotes puisqu'ils ne possèdent pas de cellules sécrétrices et cette particularité permet de les homologuer très facilement aux organes neurohémaux des Collembolés. Chez ces derniers, ils se situent sous l'œsophage ou dans le même plan que lui. Ils sont dépourvus de cellules propres et résultent d'un élargissement des nerfs cardiaques I et II, où s'accumule le produit de neurosécrétion. Chez les Entomobryomorphes (CASSAGNAU et JUBERTHIE, 1967) et les Symphyléones, il n'existe pas de contiguïté entre les organes neurohémaux et les *corpora allata*, alors que cette contiguïté existe chez les Poduromorphes et les Néanuriens, par suite, ces 2 derniers groupes ont un système neuroendocrine plus condensé et sont considérés de ce point de vue comme étant plus évolués que les Entomobryomorphes et les Symphyléones.

Chez les Japyx (CAZAL, 1948), les *corpora cardiaca* sont des formations réduites ne contenant chacune qu'une grosse cellule pseudopodique entourée de plusieurs cellules gliales. Chez les Protoures (FRANÇOIS, 1965), les *corpora cardiaca* forment une petite masse impaire dorsale ou latérale par rapport à l'œsophage qui contient 3 ou 4 cellules sécrétrices. Les *corpora cardiaca* des Lépisomatides (GABE, 1953, 1954) sont les plus proches de ceux des Ptérygotes ; chez les Machilides selon le même auteur, ils ne peuvent être identifiés que grâce à leur position et leur innervation. Plus récemment toutefois BITSCH (1962) signale que les Machilides ne montrent pas de *corpora cardiaca* sur le trajet des nerfs aortiques (groupant nerfs paracardiaques internes et externes).

I) CELLULES NEUROSÉCRÉTRICES DEUTOCÉRÉBRALES

Dans cette partie du cerveau, il existe quelques cellules à gros noyau et à cytoplasme développé, mais à aucun moment ces cellules ne se colorent franchement par les techniques utilisées. Certaines prennent parfois faiblement le bleu alcian.

J) CELLULES NEUROSECRETRICES TRITOCEREBRALES

1) Localisation et structure.

Découvertes chez les Phasmes par DUPONT-RAABE (1954), j'ai retrouvé ces cellules chez les Campodés. Il existe 3 groupes de cellules dans chaque lobe tritocérébral. Le premier groupe comprenant 2 cellules localisées dans la région antérieure et latérale du tritocérébron, au départ des racines du ganglion frontal (fig. 30 A). Le second, submédian et plus ventral, compte 2 cellules situées sous un gros muscle antéro-postérieur se rendant aux pièces buccales (fig. 30 B). Enfin le troisième groupe (pl. V, 1), submédian lui aussi, sensiblement dans le même plan que le précédent, n'a qu'une cellule placée sous le muscle précité, mais plus en arrière que les cellules du deuxième groupe, au niveau de la limite du tritocérébron et du ganglion sous-œsophagien. Les 2 cellules, très proches l'une de l'autre, sont souvent dans le même plan (fig. 30 C). Dans le cas le plus favorable, il serait donc possible de distinguer 10 cellules neurosécrétrices, cette éventualité n'a pas été observée; le plus souvent, une seule cellule de chaque groupe est visible, l'autre étant au repos. Il arrive qu'un groupe soit au repos complet, ou que seules les cellules d'un lobe tritocérébral fonctionnent. En général, on ne rencontre donc jamais plus de 5 ou 6 cellules remplies de neurosécrétion à la fois.

Toutes ces cellules appartiennent au type B. A l'Azan, elles se colorent en orangé-rouge. Elles ressemblent beaucoup aux cellules de même type décrites dans les lobes nucaux. Ce sont de volumineuses cellules, piriformes le plus souvent, atteignant 12 à 18 μ de long sur 9 à 14 μ de large (pl. V, 1). Leurs noyaux subsphériques mesurent 6 à 7,5 μ dans leur plus grand axe et 6 à 7 μ dans le plus petit. Il est pauvre en chromatine et renferme un ou 2 nucléoles. Le cytoplasme, abondant, renferme un produit de neurosécrétion finement granuleux ou plus rarement en flaques de tailles inégales, coloré en rose-rouge par la phloxine. Quelques vacuoles sont visibles dans les cellules ayant peu de produit de sécrétion. Un ou deux corpuscules grisâtres, analogues à ceux que j'ai décrits, se rencontrent assez souvent près du noyau.

Les axones des cellules du groupe 1 sont dirigés vers la région ventrale. Ceux des groupes 2 et 3 sont orientés vers l'arrière en direction de la partie supérieure du ganglion sous-œsophagien. Les *nervi corporis cardiaci* III, décrits pour la première fois par DUPONT-RAABE (1956), n'ont pu être mis en évidence. Les quelques traces de neurosécrétion observées dans le ganglion sous-œsophagien ne permettent pas de reconstituer le cheminement exact.

2) Cycle sécrétoire.

Chez les ♂ et surtout chez les ♀, les cellules neurosécrétrices tritocébrales présentent un cycle annuel assez net. Elles sont assez souvent vides de sécrétion chez les animaux en repos sexuel hivernal, mais leurs noyaux sont toujours repérables. La réapparition de leur activité sécrétoire coïncide avec la reprise de la spermatogenèse (en particulier lors de la réduction chromatique) ou du départ de la vitellogenèse. A ces stades on compte 4 à 7 cellules. A la suite d'expériences d'ablation et d'injection d'extraits de différentes parties du cerveau, RAABE (1959) accorde aux cellules neurosécrétrices trito-

cérébrales des Phasmides, la production d'une hormone chromactive dans le contrôle de l'adaptation chromatique physiologique. Les cellules tritocébrales ont sans doute une action différente chez les Campodés qui sont pour la plupart dépourvus de pigments, mais aucune expérience n'a pu être réalisée

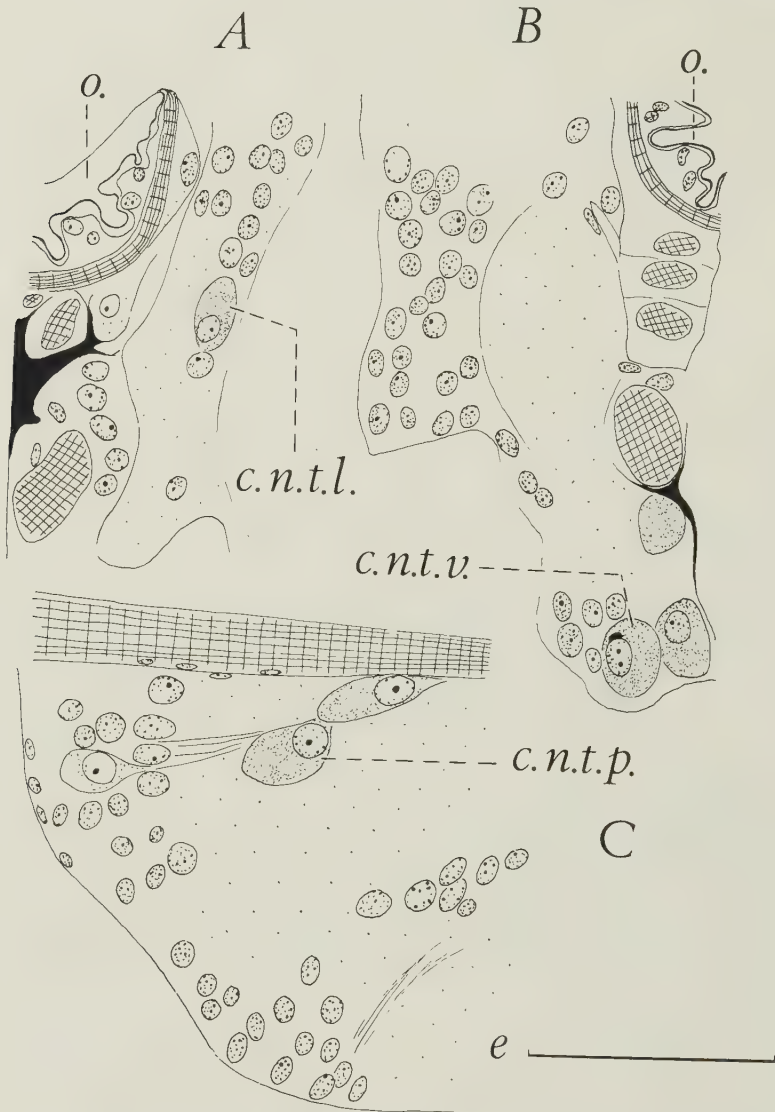


FIG. 30. — *C. remyi*. Cellules neurosécrétrices tritocébrales. — A. Coupe transversale avec une cellule latérale. — B. Coupe transversale avec 2 cellules ventrales. — C. Coupe longitudinale avec 2 cellules postérieures. c.n.t.l. = cellules neurosécrétrices tritocébrales latérales; c.n.t.p. = cellules neurosécrétrices tritocébrales postérieures; c.n.t.v. = cellules neurosécrétrices tritocébrales ventrales; o. = œsophage.
 e = échelle : 50 μ .

pour déterminer leur rôle exact. La sécrétion se poursuit durant toute la belle saison, mais avec des alternances de repos et d'activité. A l'automne, elles entrent progressivement en repos sauf 2 ou 3. HERLANT-MEEWIS, 1964 pense que la phloxinophilie uniforme du cytoplasme correspond à un état physiologique par lequel passe une cellule qui se prépare à élaborer. En appliquant cette définition aux cellules tritocérébrales des Campodés, on pourrait penser qu'elles contrôlent une étape de la spermatogenèse, postérieure à la réduction chromatique, émission des prolongements cytoplasmiques ou genèse du filament spiralé, mais ce ne sont là qu'hypothèses.

III. — NEUROSÉCRÉTION DANS LA CHAÎNE NERVEUSE VENTRALE

L'existence de cellules neurosécrétrices dans la chaîne nerveuse ventrale a été signalée pour la première fois par DAY (1940) chez les Lépidoptères. Leur présence a été mentionnée récemment chez de nombreux autres Insectes : Phasmes (RAABE, 1965 a et b, 1966 a et b), Criquet migrateur (CHALAYE, 1965), Blatte (DE BESSÉ, 1965) pour n'en citer que quelques-uns. Chez les Campodés, 2 types principaux de cellules neurosécrétrices, fondés sur les affinités tinctoriales, ont été reconnus (BARETH, 1963).

A) GANGLION SOUS-ŒSOPHAGIEN

Les cellules neurosécrétrices se situent dans les régions dorsale et ventrale de l'écorce ganglionnaire.

1) Cellules dorsales.

Ce sont les plus aisément visibles, par leurs dimensions et leur richesse en produit de neurosécrétion. Elles ressemblent aux cellules que nous avons décrites dans le cerveau. Elles se rencontrent dans la moitié postérieure et médio-dorsale du ganglion. Généralement au nombre de 2, elles occupent une position parasagittale (fig. 31). Ce sont de grandes cellules piriformes de 20 à 25 μ de long sur 8 à 10 μ de large, à cytoplasme abondant (pl. IV, 5). Leurs noyaux, situés près du départ de l'axone, sont ovoïdes et de taille égale ou légèrement supérieure à celle des noyaux des neurones voisins ; ils atteignent 7 à 8 μ dans leur plus grand axe. Leur chromatine, peu abondante, renferme un nucléole à contour variable de 1 μ de diamètre environ. Le produit de neurosécrétion est finement granuleux et se colore plus faiblement que celui des cellules nucales, à la fuchsine paralaldéhyde, au bleu alcian et à l'hématoxyline chromique. Quelques vacuoles sont disséminées çà et là. En dehors des cellules en activité, il en existe d'autres (1 ou 2) à grand cytoplasme qui sont dépourvues de tout produit de neurosécrétion. Le trajet des axones, rarement souligné par des granules de neurosécrétion, est difficilement repérable. Les axones se dirigent vers l'avant en s'incurvant dans la région ventrale du ganglion : à mi-hauteur de ce dernier, ils obliquent vers

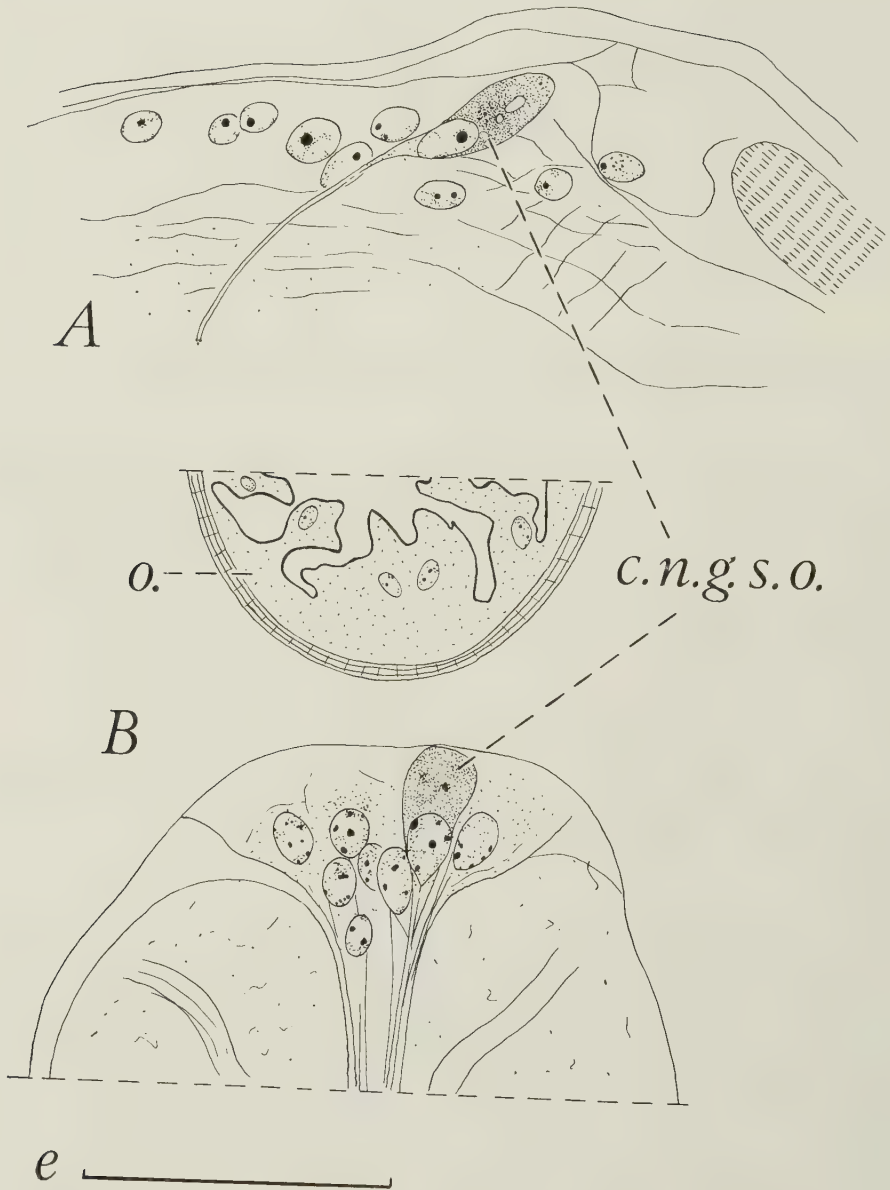
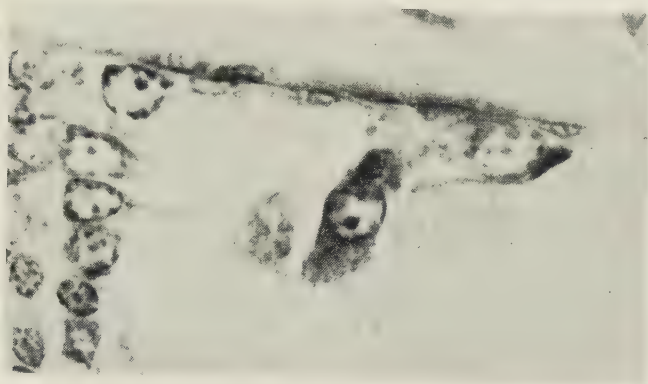


FIG. 31. — *C. remyi*. — A. Cellules neurosécrétrices dorsales du ganglion sous-œsophagien, en coupe longitudinale. — B. Les mêmes en coupe transversale. c.n.g.s.o. = cellules neurosécrétrices du ganglion sous-œsophagien ; o. = région ventrale de l'œsophage.
e = échelle : 50 μ .

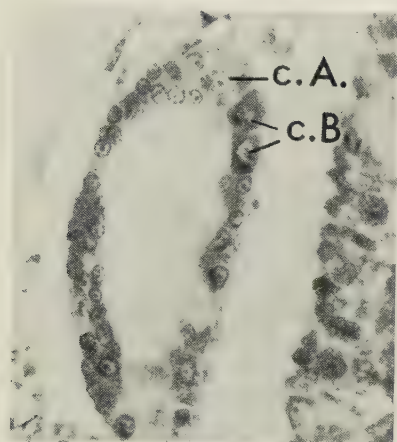
PLANCHE V

C. remyi. — Bouin ordinaire ; bleu alcian-hémalun-phloxine.

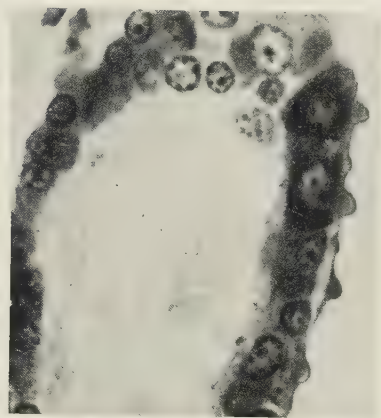
FIG. 1. — Coupe longitudinale dans la région tritocérébrale montrant 2 cellules neurosécrétrices ($\times 1\,000$).



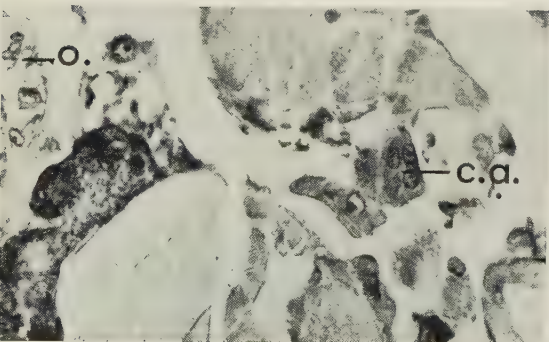
1



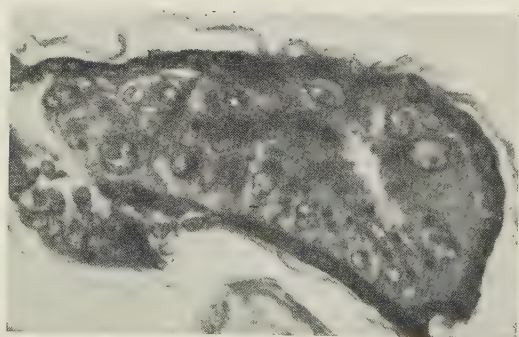
2



3



4



5

FIG. 2. — 2^e ganglion abdominal en coupe longitudinale. On distingue 3 cellules neurosécrétrices antérieures. c. A. = cellules neurosécrétrices « A » ; c. B = cellules neurosécrétrices « B » (× 500).

FIG. 3. — Même coupe à plus fort grossissement (× 1 000).

FIG. 4. — Coupe transversale au niveau des *corpora allata*. c.a. = *corpora allata* ; o. = œsophage (× 500).

FIG. 5. — Glande de mue en coupe oblique (× 500).

les parois latérales. A ce niveau il existe vraisemblablement un cheminement vers l'avant et un autre vers l'arrière ainsi qu'en témoigne la présence de petites flaques de neurosécrétion. La destinée extraganglionnaire du produit de neurosécrétion n'a pu être suivie.

2) Cellules ventrales.

Elles sont moins grandes que les précédentes et se colorent assez faiblement. On en distingue 1 ou 2 dans chaque moitié postérieure du ganglion. Ce sont des éléments ovales ou piriformes, de 10 à 15 μ de long, à cytoplasme généralement peu développé. Leurs noyaux ronds ou ovales, de taille égale ou légèrement supérieure à celle des noyaux des neurones voisins atteignent 6 à 8 μ dans leur plus grand axe et renferment une chromatine assez abondante avec un ou plus rarement 2 nucléoles subsphériques de 1 μ de diamètre environ. Le produit de neurosécrétion, finement granuleux, se colore en violet pâle par la fuchsine paraldéhyde ; au bleu alcian, la teinte est bleu pâle ; à l'hématoxyline chromique, la teinte est difficilement appréciable.

Les cellules neurosécrétrices du ganglion sous-œsophagien ne présentent pas de cycle net. Leur état de charge ou de vacuité est variable d'une quinzaine à l'autre et suivant les individus.

B) GANGLIONS THORACIQUES

Les cellules neurosécrétrices y sont peu nombreuses. Dans la région médiane et antérieure de chacune des 3 paires de ganglions, on observe assez régulièrement une cellule phloxinophile (fig. 32 A). Dans la première paire, on distingue en plus dans cette région 2 cellules qui se colorent faiblement au bleu alcian et dans la seconde, 2 cellules sublatales ayant même affinité que les précédentes. En région postérieure des 3 paires de ganglions, il existe 2 à 4 cellules à gros cytoplasme qui prennent peu ou pas les colorants spécifiques de la neurosécrétion.

C) GANGLIONS ABDOMINAUX

Les ganglions abdominaux contiennent des cellules neurosécrétrices indiscutables.

Dans la région médiane et antérieure de chacune des 7 paires de ganglions, entre les départs des connectifs, on rencontre assez régulièrement 3 cellules neurosécrétrices disposées en file (fig. 32 B et C et pl. V, 2 et 3). La première est une cellule phloxinophile atteignant 10 à 12 μ de long sur 8 à 9 μ de large ; le noyau subsphérique mesure 5 à 6 μ de diamètre ; sa chromatine, répartie en petites mottes irrégulières, contient un nucléole de forme variable. Le cytoplasme renferme un produit de neurosécrétion finement granuleux et parfois de petites vacuoles. Cette cellule semble faire défaut dans la 7^e et dernière paire de ganglions. Les 2 cellules suivantes se colorent nettement au bleu alcian et à l'hématoxyline chromique, et plus faiblement à la fuchsine

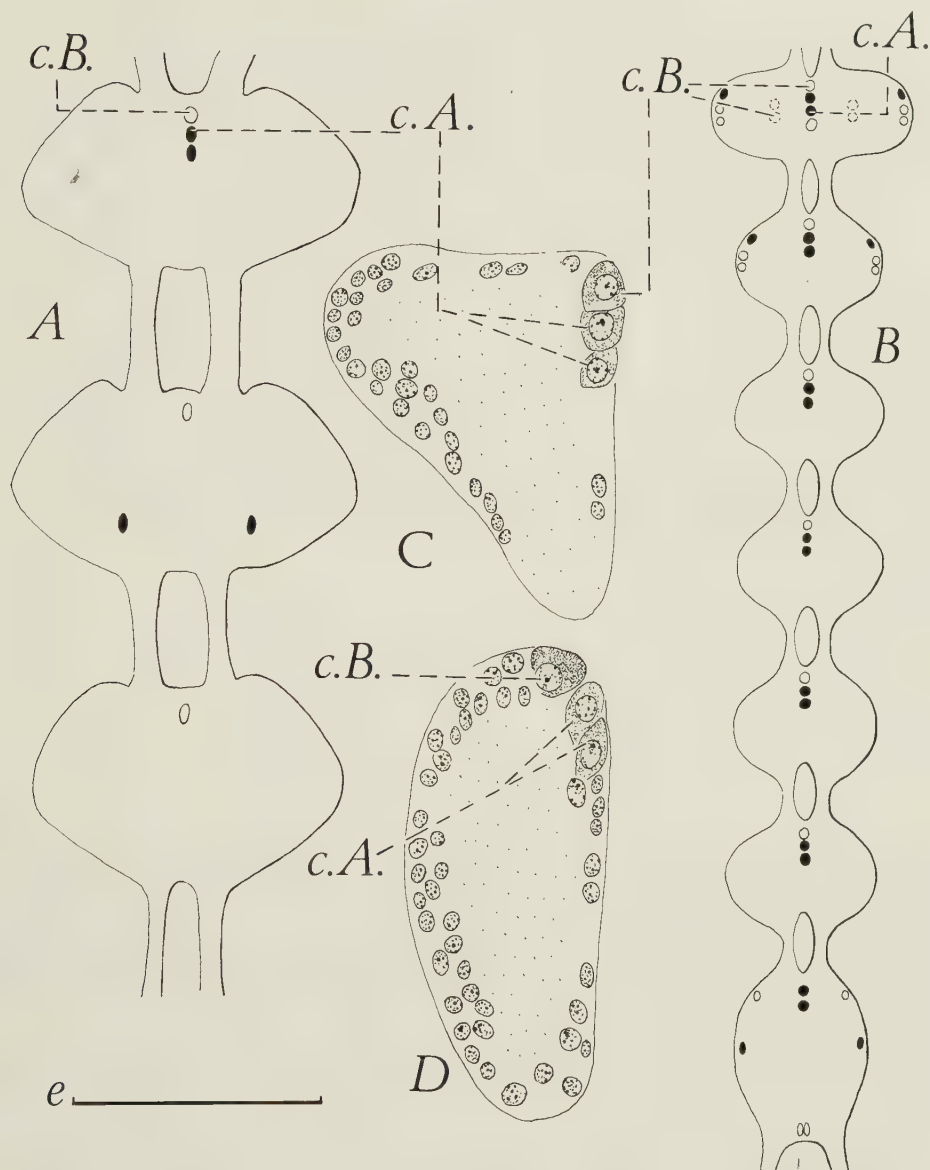


FIG. 32. — *C. remyi*. — A. Schéma des 3 paires de ganglions thoraciques, avec emplacement des cellules neurosécrétrices. — B. Schéma de la chaîne nerveuse ventrale avec les cellules neurosécrétrices. En noir, cellules du type « A ». En blanc et en pointillé, cellules du type « B ». — C et D. Cellules neurosécrétrices médianes de la chaîne ventrale. — C. Premier ganglion en coupe longitudinale. — D. Troisième ganglion. c.A. = cellules neurosécrétrices « A »; c.B. = cellules neurosécrétrices « B ».
e = échelle : 50 μ .

paraldéhyde. Ces cellules d'assez petite taille, 12 à 15 μ de long sur 8 à 10 μ de large, renferment un noyau de taille et de structure comparables à la cellule décrite précédemment. Le cytoplasme renferme un produit de neurosécrétion finement granuleux ou en flaqes homogènes. Dans la 7^e paire de ganglions, ces 2 cellules ont jusqu'à 20 μ de long avec un noyau de 7 à 8 μ de diamètre, mais se colorent très peu. Dans la 1^{re} paire de ganglions on rencontre parfois une seconde cellule phloxinophile en arrière des 3 précédentes. Les axones de toutes ces cellules sont orientés vers la région centrale des ganglions ou vers l'arrière, surtout dans les derniers ganglions. En dehors de ces cellules, on peut rencontrer dans chaque moitié de la 1^{re} paire de ganglions 2 petites cellules phloxinophiles paramédianes et ventrales, et 2 autres latérales, et une cellule latérale colorable au bleu alcian. Dans la seconde paire seules existent les cellules latérales. Ces mêmes cellules ne semblent pas exister dans les ganglions suivants, sauf dans la dernière paire où l'on rencontre 2 petites cellules phloxinophiles antérieures, 2 cellules latérales colorables par le bleu alcian en région postérieure et 2 grosses cellules sans affinité tinctoriale nette. De petites flaqes de produit de neurosécrétion sont visibles dans le neuropile des ganglions, mais leur destinée n'a pu être précisée. J'ai observé des différences d'activité temporaires, mais je n'ai pu les relier à un état physiologique précis.

IV. — CORPORA ALLATA

A) STRUCTURE

Ces glandes ont été observées et représentées pour la première fois par CAZAL (1948) chez un *Campodea* indéterminé de la région de Banyuls-sur-Mer. Nous les avons retrouvées chez *Campodea remyi* et chez toutes les autres espèces étudiées. Ces formations sont de petite taille et toujours dépourvues de sécrétion, nous avons pu tout de même observer des variations de dimension en fonction de la saison, c'est pourquoi nous pensons qu'il s'agit réellement de *corpora allata* petits, mais fonctionnels.

Les *corpora allata* de *C. remyi* se composent de 2 petits massifs cellulaires ovoïdes dont le grand axe est parallèle au plan sagittal. Ils sont placés légèrement en arrière du cerveau, symétriquement disposés par rapport à l'œsophage et sensiblement dans le même plan horizontal que lui (pl. V, 4). Ils sont situés au voisinage de la partie interne des glandes tubuleuses, au contact du pont glandulaire qui relie le lobe dorsal des glandes salivaires au lobe ventral. (fig. 26 et 33).

Chaque lobe est entouré d'une fine membrane et mesure 20 à 30 μ dans son plus grand axe et 10 à 20 μ dans le plus petit. Ces lobes ne semblent pas innervés, ainsi que le souligne CAZAL ; sur certaines coupes, on distingue cependant nettement un petit rameau nerveux, dont l'origine semble être sous-œsophagienne et qui vient à leur contact, mais ne paraît pas pénétrer dedans ; une synapse existe peut-être à ce niveau ? Chez les Collembolés, le

même type d'innervation a été observé, une ou 2 petites trachéoles passent dans leur voisinage. Chaque *corpus allatum* compte 10 à 19 cellules jointives à cytoplasme homogène (10 à 14 le plus souvent), ce qui dépasse nettement les 8 ou 9 cellules observées par CAZAL. Dans quelques cas, on observe une ou plusieurs petites lacunes centrales ou subcentrales. Les noyaux sont le plus souvent circulaires, quelquefois ovoïdes ; ils atteignent 4 à 5,5 μ de diamètre, leur chromatine est clairsemée et contient un petit nucléole sub-circulaire peu visible. Parfois certains noyaux sont pycnotiques. Chez *C. lubbocki*, j'ai observé des noyaux à contours lobés, mais je n'ai jamais observé de divisions.

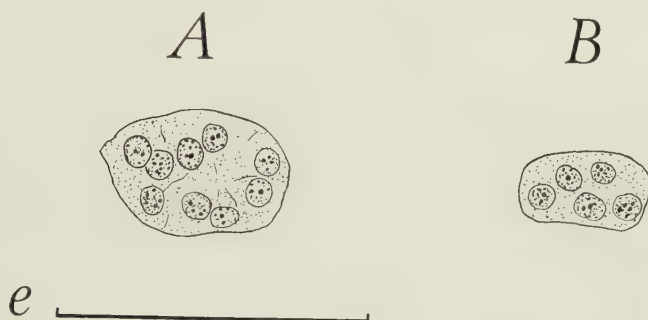


FIG. 33. — *C. remyi*. *Corpora allata* en coupe longitudinale. — A. = ♀ fixée le 2/VI/66. — B. = ♀ de taille égale fixée le 23/I/66. e = échelle : 50 μ .

B) CYCLE

Bien qu'assez rudimentaires, comme chez les autres espèces étudiées de ce point de vue, les *corpora allata* de *C. remyi* montrent des variations de volume et du nombre de leurs cellules. Chez les mâles d'automne, en fin de période d'émission des spermatophores, chaque lobe mesure 23 à 30 μ de long sur 13 à 22 μ de large, le nombre de noyaux se situant entre 12 et 14. En hiver, ils ont sensiblement même longueur, mais ils subissent un net aplatissement et ne mesurent plus que 7 à 15 μ de large, le nombre de noyaux demeurant le même. En mai, lors de la reprise de la spermatogenèse, leur volume augmente à nouveau, 20 à 27 μ de long sur 13 à 22 μ de large, on dénombre alors 9 à 16 noyaux.

Chez les ♀, les *corpora allata* présentent des variations de volume assez comparables à celles qui se manifestent chez les ♂. Au début de l'automne, les *corpora allata* mesurent 20 à 25 μ de long, 13 à 17 μ de large, on y rencontre 10 à 12 noyaux (fig. 33). En hiver, leur taille est de 16 à 30 μ de long sur 10 à 13 μ de large le nombre de noyaux étant de 10 à 19. A la belle saison, lorsque la vitellogenèse a repris, ils atteignent 22 à 26 μ de long sur 14 à 22 μ de large, on dénombre alors 10 à 17 noyaux, les cytoplasmes sont plus abondants et les noyaux sont ronds.

Chez les ♂ et les ♀, les *corpora allata* ont donc leur minimum de volume

en hiver. Le grand axe de ces organes conserve toujours les mêmes dimensions ; c'est surtout le petit axe qui subit les variations les plus nettes. Le nombre de noyaux ne varie pas de façon significative.

L'augmentation de volume des *corpora allata* de *C. remyi* correspond assez nettement à la période d'activité sexuelle. De nombreuses expériences ont montré que le développement des organes reproducteurs des Ptérygotes, notamment la vitellogenèse (JOLY, 1960, 1965) et l'accroissement des glandes annexes nécessitent la présence d'une hormone sécrétée par les *corpora allata* ; la production de cette hormone, identique à l'hormone juvénile, serait contrôlée par le facteur cérébral qui agirait même directement sur le développement des œufs. Les *corpora allata* contrôlent également la pigmentation (JOLY).

C) COMPARAISON AVEC LES AUTRES APTÉRYGOTES

Les *corpora allata* des Japyx (70 μ sur 35 μ) sont plus volumineux que ceux des Campodés ; de plus, ils sont reliés aux *corpora cardiaca* par un nerf allate (CAZAL, 1948). Les *corpora allata* des Collembolés ressemblent à ceux des Campodés, ils sont de petite taille et constitués d'un nombre assez réduit de cellules (3 à 18). Une cellule coiffe existe chez les Entomobryomorphes, les Symphypléones et chez *Onychiurus tuberculatus* (Poduromorphe). Ils sont en position para- ou supratentoriale chez les Poduromorphes, tandis que chez les Entomobryomorphes, ils sont paratentoriaux, et para- ou infratentoriaux chez les Symphypléones. Dans tous les cas l'innervation des *corpora allata* est nette et provient du ganglion sous-œsophagien. Chez les Protoures, FRANÇOIS (1965) a décrit un organe formé d'une unique cellule qui représenterait les *corpora allata* ; elle reçoit une innervation mixte mandibulaire et maxillaire. Chez les Machilides (BITSCH, 1963), les *corpora allata* forment une paire de massifs pleins, allongés d'avant en arrière, avec une lumière centrale mal définie. Ils reçoivent une double innervation en provenance du ganglion sous-œsophagien. Chez *Thermobia domestica* (CHAUDONNET, 1946, 1949), les *corpora allata* sont sphériques (50 μ de diamètre environ) et sont situés entre le domaine maxillaire et mandibulaire. Ils sont tapissés par une unique assise de cellules ménageant entre elles une cavité sphérique de 10 μ de diamètre. Ils reçoivent une innervation mixte maxillaire et mandibulaire. Chez *Tomocerus* et *Japyx*, une ou plusieurs cellules particulières coiffent chaque *corpus allatum*.

V. — GLANDE DE MUE

J'ai décrit (1964) une paire de glandes endocrines situées latéro-tergalement dans la région postérieure de la tête, au niveau du collum. Par l'absence de canal évacuateur, l'aspect général et les modifications cycliques en fonction de l'intermue, ces glandes représentent très vraisemblablement la glande de mue.

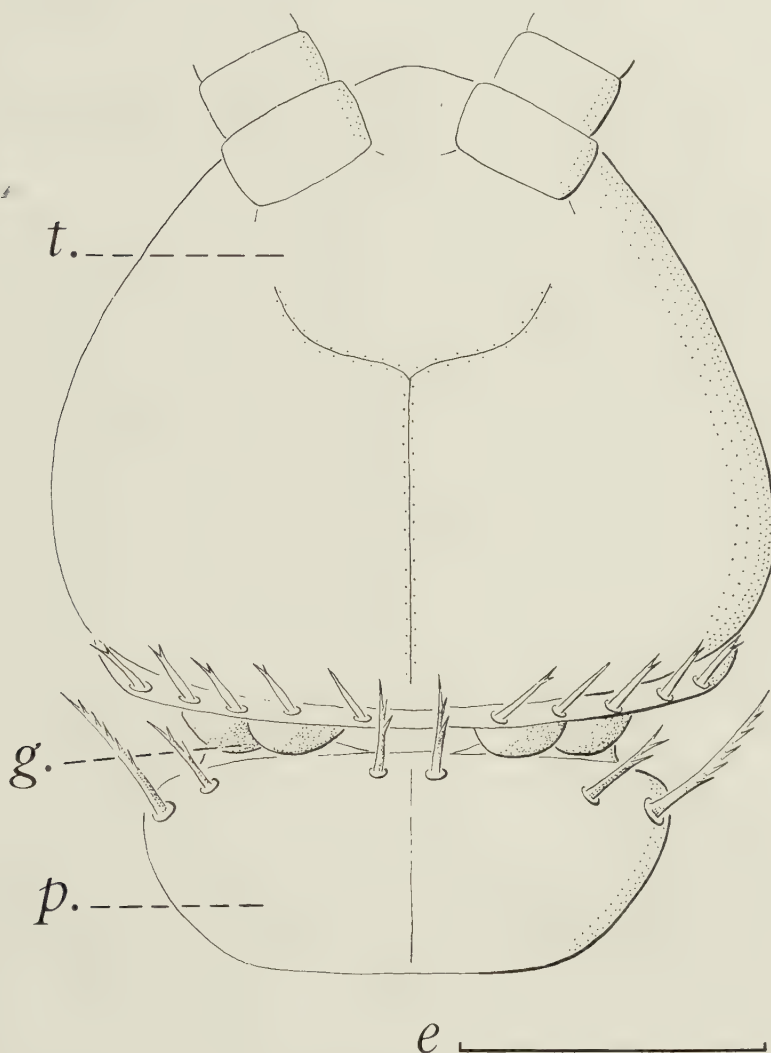


FIG. 34. — *C. remyi*. Glandes de mue sur l'animal vivant. g. = glandes ; p. = pronotum ; t. = capsule céphalique.
e = échelle : 300 μ environ.

A) LOCALISATION ET STRUCTURE

Les deux glandes, chez *Campodea remyi*, sont formées chacune d'une masse unique et sont situées symétriquement dans la région postérieure de la tête, au niveau de la zone membraneuse plissée qui relie la tête au prothorax (fig. 34). Elles occupent une position latéro-tergale par rapport à l'œsophage et se trouvent comprimées entre l'hypoderme et la partie posté-

rieure du labyrinthe des glandes labiales ; de ce fait, elles déterminent chacune une petite proéminence bilobée repérable extérieurement.

Chaque glande est formée d'un lobe irrégulier, échancré par un ou plusieurs replis tégumentaires et entouré d'une membrane conjonctive très fine que colore le vert lumière. La région ventrale de chaque glande est en contact avec une lacune hémocoelienne assez importante. Chez l'adulte, chaque glande atteint 100 à 130 μ dans son plus grand axe et 45 à 60 μ dans son plus petit. Chacune d'elles est constituée de cellules à limites très imprécises (pl. V, 5), à cytoplasme pâle et renfermant des grains de sécrétion de 2 à 10 μ se colorant bien par les colorants vitaux (bleu de méthylène, rouge neutre). La fuchsine paraldéhyde et le bleu alcian leur confèrent une teinte nette, le vert lumière une coloration variable allant du jaune verdâtre à l'ocre. L'hématoxyline de Heidenhain les colore en noir franc. La recherche des polysaccharides par la méthode de Hotchkiss est restée négative. La forme, les dimensions et le nombre de ces granules varient au cours de l'intermue ; ils sont le plus souvent sphériques, mais peuvent avoir une forme irrégulière. Les noyaux de ces cellules ont une forme et une taille essentiellement variables ; ils sont le plus souvent ovoïdes, parfois ronds et apparaissent quelquefois profondément échancrés. Certains atteignent 12 μ dans leur plus grand axe, d'autres 3 μ seulement. La chromatine est peu dense et se répartit en mottes irrégulières. Le nucléole n'apparaît pas toujours nettement ; il est unique, le plus souvent subsphérique, de 1 à 5 μ de diamètre ; quelques noyaux ont deux nucléoles identiques. Je n'ai jamais rencontré de mitoses, mais certaines coupes montrent des noyaux en cours de fragmentation.

B) CYCLE SÉCRÉTOIRE

Des modifications de structures apparaissent au cours de l'intermue. Immédiatement après la mue et dans les 4 ou 5 jours qui la suivent, chaque glande montre une grosse lacune centrale, bordée par un ou deux rangs de noyaux suivant les régions (fig. 35 A). A ce stade, le nombre des granules est assez restreint et leur taille assez faible. Sur certaines coupes, la lacune s'ouvre largement dans le milieu intérieur. Aux environs des 4^e ou 5^e jours après la mue, la lacune centrale disparaît peu à peu pour être remplacée par une ou plusieurs lacunes plus petites qui subsistent plus ou moins jusqu'à la mue suivante, en même temps le nombre des granules augmente, ainsi que leur taille (fig. 35 B). La structure des glandes se modifie peu jusqu'à l'approche de la nouvelle mue. A ce moment, les granules augmentent de taille, sans doute par confluence de plusieurs d'entre eux, et se trouvent assez bien rangés sur certaines coupes, à la périphérie d'une lacune centrale naissante (fig. 35 C). Juste avant la mue, alors que la nouvelle cuticule est déjà formée, le nombre des granules diminue ainsi que leur colorabilité. La taille des glandes diminue légèrement.

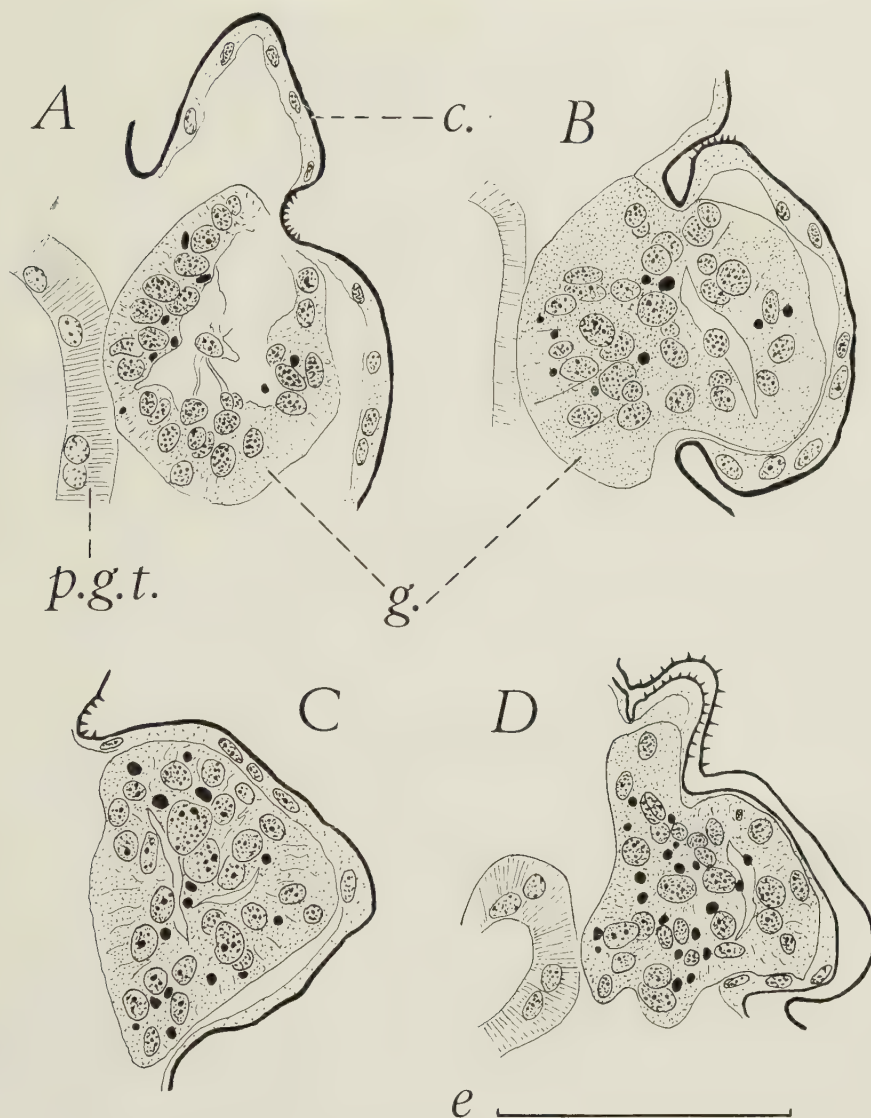


FIG. 35. — *C. remyi*. Glandes de mues en coupe transversale à 4 stades différents. — A. Un jour après la mue. — B. 6 jours après la mue. — C. 12-13 jours après la mue. — D. Peu avant la mue. c. = cuticule ; g. = glande ; p.g.t. = paroi des glandes tubuleuses. e = échelle : 50 μ .

C) DISCUSSION

Les organes neurohémaux, équivalents des *corpora cardiaca*, ayant été localisés avec certitude chez les Campodés, cette nouvelle formation peut être interprétée comme des *corpora allata* ou comme une glande de mue. La

première de ces hypothèses paraît peu vraisemblable, étant donné l'importance et le rythme sécrétoire de cette glande chez les adultes de tous âges ; de plus, les 2 petites glandes, décrites précédemment, correspondent mieux aux *corpora allata* par leur position et leur aspect homogène. Dans un autre travail (sous presse), je montre que toutes les autres glandes céphaliques des Campodés possèdent un canal excréteur, et que par conséquent certaines d'entre elles ne peuvent plus être considérées comme formations endocrines, ainsi que le pensait GEORGES (1963). L'identification à une glande de mue est donc de loin la plus vraisemblable. Elle occupe certes une position latéro-dorsale, alors qu'elle est située en région ventro-caudale chez les Lépisomes et les Machilides (GABE, 1953). Par contre, sa situation, entre le labyrinthe et l'hypoderme, est comparable à celle qu'a constaté GABE (1953) dans les 2 groupes précédents. Le polymorphisme nucléaire, l'activité sécrétoire rythmique en fonction de l'intermue, l'absence à peu près certaine d'autres glandes endocrines dans la région ventrale de la tête ou au niveau du prothorax sont autant d'arguments en faveur d'une glande de mue. La seule innervation observée au niveau de ce complexe endocrine est constituée par un rameau nerveux d'origine sous-œsophagienne qui aborde tangentiellement la glande ; peut-être s'agit-il également d'une relation synaptique. Les excisions difficilement réalisables sur ces animaux fragiles n'ont pas donné jusqu'ici de résultats probants.

VI. — RÉSUMÉ DU TROISIÈME CHAPITRE

L'étude de la neurosécrétion et des glandes endocrines, montre que le système neuroendocrine des Campodés, est comparable à celui des autres Insectes. Les cellules neurosécrétrices nucales des Campodés correspondent aux cellules de la *pars intercerebralis* des Ptérygotes et les nerfs qui en partent sont les homologues des nerfs cardiaques internes des autres Insectes ; les nerfs cardiaques externes, issus des cellules neurosécrétrices latérales, rejoignent les nerfs cardiaques internes dès leur sortie de l'écorce ganglionnaire nucale. Des cellules neurosécrétrices ont été décrites dans le tritocérébron, ainsi que dans toute la chaîne nerveuse ventrale ; le 1^{er} et le 2^e ganglion abdominal étant les plus riches en ces éléments. Les organes neurohémaux rappellent ceux des Collembolés. Les *corpora allata*, bien que de petite taille, n'en montrent pas moins un cycle d'activité. Les formations endocrines paires décrites comme glande de mue ont un cycle sécrétoire en fonction de l'intermue.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Dans ce mémoire, certains aspects de la biologie sexuelle de *Campodea remyi* et de quelques autres espèces sont abordés : caractères sexuels secondaires, spermatogenèse, neurosécrétion et formations endocrines.

I. — CARACTÈRES SEXUELS SECONDAIRES

1) Chez *C. remyi*, les phanères glandulaires de la marge postérieure du 1^{er} urosternite et les phanères glandulaires a_2 des appendices disparaissent tous temporairement à l'approche de la mauvaise saison.

Dans la nature, le processus se déroule pendant le mois de septembre, au cours d'une ou deux mues et les phanères réapparaissent, de la même manière, en mai. Les glandes correspondantes involuent lors de l'élimination des phanères et se redifférencient peu avant leur réapparition.

Les testicules sont au repos en l'absence des phanères glandulaires (des divisions spermatogoniales sont toutefois visibles) et la spermatogenèse reprend peu avant la récupération de ceux-ci. Il existe donc un parallélisme net entre l'activité des testicules et la présence des poils glandulaires.

En élevage le synchronisme est respecté, mais la spermatogenèse peut s'étendre au-delà de la période normale.

Le jeûne est sans action. Les basses et moyennes températures agissent seulement sur la durée des intermues en les allongeant (10°-12°) ou en les raccourcissant (20°-22°). Aucun spécimen n'a perdu ses phanères glandulaires plus de deux fois, au cours de sa vie.

Malgré certaines apparences, la perte des caractères sexuels secondaires ne constitue pas un retour à un stade juvénile ; elle est comparable, sous ce rapport, à la périodomorphose des Diplopodes.

2) Quelques autres espèces (*staphylinus*, *sensillifera* et peut-être *kervillei* et *redii*) présentent le même phénomène. Chez toutes les espèces étudiées, qu'elles manifestent ou non une fluctuation des phanères du sternite, les glandes correspondant à ceux-ci, ont une structure homogène, mais leur produit de sécrétion varie assez souvent par son aspect et surtout ses affinités tinctoriales. Ces différences permettent peut-être aux espèces de se reconnaître entre elles et de diriger les ♀ d'une forme donnée vers les spermatozoaires correspondants. Des observations ultérieures préciseront ces hypothèses.

3) Les appendices des ♂ portent généralement 2 types de poils glandulaires nommés a_1 et a_2 . Les a_1 , permanents, existent aussi chez les ♀ ; les a_2 sont propres aux ♂ et sont éliminés périodiquement chez certaines espèces. Les glandes annexées aux a_2 ont une structure très voisine de celle des phanères sternaux et il doit s'agir de 2 formations de même nature. Des expériences d'ablation et de régénération permettront peut-être de préciser cette homologie.

4) Le déterminisme intime des phénomènes décrits n'a pu être mis en évidence. En admettant que le développement des caractères sexuels secondaires soit sous la dépendance d'une hormone, ce qui est vraisemblable, on peut constater que les phanères a_2 des appendices sont plus sensibles que ceux de la marge postérieure du sternite aux fluctuations de l'hormone hypothétique ; en effet, ils disparaissent complètement ou partiellement à la mauvaise saison chez des espèces qui ne perdent jamais leur champ glandulaire sternal.

L'expérimentation (ablations, implantations, irradiations) sera nécessaire pour tenter d'expliquer la nature des processus. A cette date, elle est à peine ébauchée en raison des difficultés rencontrées pour opérer ces animaux fragiles. Les techniques d'irradiation, d'un emploi plus aisé, permettront sans doute d'obtenir des résultats intéressants.

5) Le huitième sternite de *C. remyi* présente un caractère sexuel précoce qui permet de séparer les ♂ des ♀ dès la larve I. Différentes espèces sont actuellement à l'étude pour savoir si ce caractère est général chez les larves I. Les premiers résultats font apparaître des exceptions.

II. — SPERMATOGENÈSE

1) Rappel et compléments anatomiques sur le tractus génital : principalement canal éjaculateur et glandes annexes.

2) Mise en évidence de 2 phases dans le cycle annuel des testicules : une longue phase de repos hivernal, avec multiplication lente des spermatogonies et une phase plus courte d'activité estivale, au cours de laquelle 3 ou 4 générations de spermatozoïdes se succèdent.

3) L'élaboration des faisceaux de spermatozoïdes peut se diviser en 5 stades :

a) Groupement des spermatides en petites touffes et coalescence de l'extrémité de leurs queues.

b) Émission, par les grosses cellules de la paroi testiculaire, de prolongements cytoplasmiques qui captent chacun une touffe de spermatides par la pointe des queues. L'aptitude des cellules nourricières à s'allonger en direction des éléments séminaux est bien connue chez les Vertébrés (CHAMPY, 1913, ZUBER, VOGELI et XAVIER, 1965). Mais, dans tous les cas, elles les abordent par la tête et non par la queue, comme c'est le cas ici.

c) Apparition d'un filament subrectiligne dans la partie du prolongement qui enserre la touffe et au contact de celle-ci.

d) Enroulement en hélice du filament et de la touffe de spermatozoïdes, le premier déterminant la torsion et maintenant la cohésion de l'ensemble.

e) Désagrégation et pycnose des grosses cellules de la paroi servant de matériel nourricier.

4) Le filament spiralé est très probablement élaboré à partir de granulations contenues dans les cellules pariétales ; celles-ci en renferment un grand nombre avant l'apparition des filaments et n'en contiennent plus lorsqu'ils sont terminés. La sécrétion des spermatides qui encolle leurs queues pourrait aussi participer à la genèse du filament.

5) Le spermatophore de *C. remyi* comprend une gouttelette spermatique supportée par un pédoncule. La gouttelette renferme 1 à 4 faisceaux de spermatozoïdes baignant dans une masse de fins granules.

L'étude comparée des spermatophores d'une quinzaine d'autres espèces fait ressortir 2 points importants :

a) La structure d'ensemble des spermatophores est constante ; seuls varient, le diamètre de la gouttelette spermatique et les dimensions des faisceaux et du pédoncule, ainsi que le nombre de faisceaux par gouttelette : ce nombre peut varier d'une espèce à l'autre et, chez certaines espèces, d'un spermatophore à l'autre.

b) La forme et le nombre de tours de spire du filament sont constants chez une forme donnée. Le filament spiralé présente un intérêt systématique et phylétique certain. Les filaments les plus courts vont de pair avec des faisceaux de petit diamètre et se rencontrent chez des espèces à faible pilosité (*suensoni*). La réciproque est vraie dans une large mesure (*sensillifera*).

III. — NEUROSÉCRÉTION ET FORMATIONS ENDOCRINES

1) 4 types de cellules neurosécrétrices sont décrits dans les lobes nucaux et les lobes latéraux du cerveau. Les nerfs cardiaques internes (I) n'ont qu'un très court trajet extra-cérébral et les nerfs cardiaques externes (II), toujours inclus dans le cerveau les rejoignent dès qu'ils émergent de l'écorce ganglionnaire nucale. Les organes neurohémaux, localisés en région dorsale de l'aorte sont constitués par le renflement terminal des nerfs cardiaques I et II réunis ; dépourvus de cellules sécrétrices, ils stockent seulement la neurosécrétion des cellules protocérébrales et sont les homologues des organes neurohémaux céphaliques des Collembolés. Des cellules neurosécrétrices ont été décelées dans le tritocérébron et dans les 11 paires de ganglions de la chaîne ventrale.

Les cellules neurosécrétrices protocérébrales sont toujours en nombre sensiblement constant et leur variation d'activité ne paraît pas significative. Par contre, les cellules tritocérébrales montrent un fléchissement d'activité en hiver et une nette reprise lors du départ de la spermatogenèse ou de l'ovogenèse, en mai. Les fluctuations de l'activité des cellules neurosécrétrices de la chaîne nerveuse ventrale n'ont pu être rattachées à un état physiologique précis.

2) Les *corpora allata* sont petits et leur innervation réduite; ils présentent une nette diminution de volume en hiver et une augmentation lors de la reprise de l'activité sexuelle.

3) Une glande endocrine paire, située dans la région postérieure et latéro-dorsale de la tête, représente vraisemblablement, par son aspect et ses modifications cycliques en fonction de l'intermue, la glande de mue.

4) En conclusion, le système neurosécréteur et les glandes endocrines des Campodés sont comparables à ce qui existe chez les autres Insectes. De ce point de vue, ils se rapprochent particulièrement des Collembolés bien que, chez ces derniers, on n'ait pas rencontré de glande de mue. La position latéro-tergale de cette dernière est unique, mais vraisemblablement secondaire.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Drüsenborsten am Hinterrand des ersten Urosterniten sowie die Drüsenborsten a_2 der abdominalen Appendizes verschwinden beim Männchen von *Campodea remyi* Ende des Sommers in einer oder zwei Häutungen, um dann im nächsten Frühjahr (im Mai) wiederzuerscheinen. Die den jeweiligen Borsten entsprechenden Drüsenzellen verschwinden zu gleicher Zeit und kommen etwas früher wieder zum Vorschein. Dies geschieht bei niedrigen und mittleren Temperaturen.

Die Hoden befinden sich im Ruhezustand, solange die Borsten fehlen; sie nehmen ihre Tätigkeit erst wieder auf, wenn die Borsten vorhanden sind.

Bei den *Campodea remyi* zeichnet sich die Spermatogenese durch besondere Merkmale aus: Gruppierung der Spermatiden in Büscheln. Herauswachsen von zytoplasmatischen Verlängerungen aus den Hodenwandzellen (jede Verlängerung fängt einen Spermatidenbüschel bei den Geißelspitzen auf). Erscheinung einer Faser in der Mitte jeder zytoplasmatischen Verlängerung. Faser und Spermatozoiden sind spiralförmig.

Spermatophoren wurden bei etwas zwölf Arten auf ihren Inhalt untersucht und miteinander verglichen.

Nach Untersuchung der Neurosekretorischen Gehirnzellen und der endokrinen Drüsen erweist sich das neuroendokrine System der *Campodea* als vergleichbar mit jenem anderer Insektenarten. Beim Austreten aus der Ganglienzellrinde der Nackenloben vereinigen sich die *nervi corporis cardiaci* II mit den *nervi corporis cardiaci* I. Neurosekretorische Zellen befinden sich im Tritocerebron sowie in der ventralen Nervenkette. Die *Neurohemalorgane* liegen unter dem Gehirn. Die *corpora allata* sind klein und nur schwach innerviert. Sie liegen beiderseits des Oesophagus. Die aus zwei symmetrisch liegenden Loben bestehende Häutungsdrüse liegt im hinteren Kopfteil.

SUMMARY

The glandular setae of the posterior margin of the first urosternit and the glandular setae a_2 of the appendix of *C. remyi* ♂ vanish at the end of the summer within one or two moultings and reappear the next spring (may). The glandular cells of these setae vanish with them at the same time and reappear

a few time before. This phenomenon takes place at low and middle temperatures.

The testis are resting during the setae's fall and are active when the setae are present.

The spermatogenesis of *C. remyi* makes itself conspicuous by several particularities: the spermatids gather into little clumps; the cells of the testicular walls give cytoplasmic extensions, each of them collecting a clump of spermatids by the end of the tails; a filament appears within each cytoplasmic extension; this filament and the spermatozooids it carries winds into a spiral.

The contents of the spermatophores have been analysed and compared in thirteen species.

The study of the neurosecretory cells and of endocrine glands of *C. remyi* shows that the neuroendocrinic system in Campodea is comparable with the one of other insects. The *nervi corporis cardiaci* II meet the *nervi corporis cardiaci* I in the brain immediately as they are emerging from nuchal lobes. There exists neurosecretory cells in the protocerebrum, the tritocerebrum and all along the ventral nervous chain. The *neurohemal organ* are situated under the brain. The *corpora allata* are small with a reduced innervation and disposed on each side of the oesophagus. The moulting gland built of two symetric lobes is found in the posterior region of the head.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDRÉ (M.), 1953. — Observations sur la fécondation chez *Allothrombium fuliginosum* Herm. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, **25**, pp. 383-386.
- ARON (M.), 1920. — Sur l'existence d'une double spermatogénèse chez les Cryptops (Myriapode). *C. R. Soc. Biol.*, **83**, p. 241.
- BARETH (C.), 1962 a. — Histologie de quelques glandes tégumentaires chez *Campodea (C.) remyi* Denis *Bull. Soc. zool. Fr.*, **87**, pp. 280-288.
- BARETH (C.), 1962 b. — Neurosécrétion cérébrale et *corpora cardiaca* chez *Campodea (C.) remyi* Denis. *C. R. Acad. Sc.* **255**, pp. 1792-1794.
- BARETH (C.), 1963 a. — Mise en évidence de cellules neurosécrétrices dans le ganglion sous-œsophagien, les ganglions thoraciques et abdominaux chez *Campodea (C.) remyi* Denis (Diploures Campodéidés). *Ibid.* **256**, pp. 785-786.
- BARETH (C.), 1963 b. — Étude morphologique et histologique de quelques formations tégumentaires des Diploures Campodéidés. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, **35**, pp. 370-380.
- BARETH (C.), 1964 a. — Une formation endocrine nouvelle de la tête des Diploures Campodéidés. *C. R. Acad. Sc.* **258**, pp. 5982-5984.
- BARETH (C.), 1964 b. — Structure et dépôt des spermatophores chez *Campodea remyi*. *Ibid.* **259**, pp. 1572-1575.
- BARETH (C.), 1965. — Le spermatophore de *Lepidocampa* (Diploures Campodéidés). *Ibid.*, **260**, pp. 3755-3757.
- BARETH (C.), 1966 a. — Régression temporaire d'un caractère sexuel secondaire chez *Campodea remyi* Denis (Observations préliminaires). *Ibid.*, **262**, pp. 165-167.
- BARETH (C.), 1966 b. — Étude comparative des spermatophores chez les Campodéidés. *Ibid.*, **262**, pp. 2055-2058.
- BARETH (C.), 1966 c. — Comment récolter et expédier des Campodés vivants ? (Insectes, Diploures). *L'Entomologiste*, **22**, pp. 22-25.
- BARETH (C.), 1967. — Genèse des faisceaux de spermatozoïdes et rôle des cellules de la paroi testiculaire chez *Campodea remyi* Denis (Diploures Campodéidés). *C. R. Acad. Sc.*, **264**, pp. 2799-2802.
- BART (A.), 1962. — Sur le système neurosécréteur de *Petrobius maritimus* Leach (Insecte Thysanoure). *C. R. Acad. Sc.*, **254**, pp. 3244-3246.
- BART (A.), 1963. — Données histologiques et expérimentales sur le système neurosécréteur de l'Insecte Aptérygote *Petrobius maritimus* (Leach). *Gen. Comp. Endo.* **3**, pp. 398-411.
- BITSCH (J.), 1952. — Recherches anatomiques sur le labium des Diploures (Insectes Aptérygotes). *Publ. Univers. Dijon*, N.S., **9**, pp. 5-26.
- BITSCH (J.), 1962. — Le complexe nerveux hypocérébral et les *corpora allata* des Machilides (Ins. Thysanura). *C. R. Acad. Sc.*, **254**, pp. 1501-1503.
- BITSCH (J.), 1963. — Morphologie céphalique des Machilides (Insecta Thysanura). *Ann. Sc. nat.*, **5**, pp. 501-706.

- BOUIN (P.), 1903 a. — Sur l'existence d'une double spermatogenèse et de deux sortes de spermatozoïdes chez *Scolopendra morsitans*. *Arch. Zool. exp. gén.*, **1**, pp. 3-6.
- BOUIN (P.), 1903 b. — Spermatocytes en dégénérescence utilisés comme matériel alimentaire pendant la spermatogenèse. *C. R. soc. Biol.*, **21**, pp. 765-767.
- BOUIN (P.), 1920. — Sur la dimégalie des spermies dans certaines doubles spermatogenèses. Sa signification. *Ibid.*, **83**, pp. 432-434.
- BOUIN (P.), 1925. — Les cinèses de maturation et la double spermatogenèse chez *Scolopendra cingulata*. *La Cellule*, **35**, pp. 373-423.
- BOUX (G.), 1961. — Atypisme et dégénérescence des spermatozoïdes dans le genre *Carabus* (Col. Car.). *C. R. Acad. Sc.*, **252**, pp. 329-330.
- BOUX (G.), 1962. — Phénomènes de dégénérescences dans les organes sexuels des Carabes. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **87**, pp. 139-150.
- BOUX (G.), 1963. — Sur la spermatogenèse des Carabes (Col. Car.) : modalité et fréquence de la spermiogenèse atypique. *C. R. Acad. Sc.*, **256**, pp. 2698-2701.
- BRIEN (P.), 1965. — Considérations à propos de la reproduction sexuée des Invertébrés. *Ann. biol.*, **4**, pp. 329-365.
- CARPENTER (G. A.), 1916. — The Apterygota of the Seychelles. *Proc. irisch. Acad.*, **33**, Sec. B, N° 1, 70 p.
- CASSAGNAU (P.), 1955. — L'influence de la température sur la morphologie d'*Hypogastrura purpurascens* (Lubbock), Collembole Poduromorphe. *C. R. Acad. Sc.*, **240**, pp. 1483-1485.
- CASSAGNAU (P.), 1956 a. — Modifications morphologiques expérimentales chez *Hypogastrura Boldorii* Denis (Collembole). *Ibid.*, **243**, pp. 603-605.
- CASSAGNAU (P.), 1956 b. — Modifications morphologiques expérimentales chez *Hypogastrura manubrialis* Tullberg (Collembole). *Ibid.*, **243**, pp. 1361-1363.
- CASSAGNAU (P.), 1958. — Quelques données histologiques sur les écomorphoses. *Ibid.*, **246**, pp. 3379-3381.
- CASSAGNAU (P.), 1965. — Sur la signification des écomorphoses et sur l'origine possible de l'holométabolie. *Ann. biol.*, **4**, pp. 403-418.
- CASSAGNAU (P.) et JUBERTHIE (C.), 1966. — Neurosécrétion et organes endocrines chez *Tomocerus minor* (Collemboles). *C. R. Acad. Sc.*, **262**, pp. 793-796.
- CASSAGNAU (P.) et JUBERTHIE (C.), 1967 a. — Structures nerveuses, neurosécrétion et organes endocrines chez les Collemboles (I). Le complexe cérébral des Poduromorphes. *Bull. Soc. Hist. Nat., Toulouse*, **103**, pp. 178-222.
- CASSAGNAU (P.) et JUBERTHIE (C.), 1967 b. — Structures nerveuses, neurosécrétion et organes endocrines chez les Collemboles (II). Le complexe cérébral des Entomobryomorphes. *Gen. Comp. Endo.*, **8**, pp. 489-502.
- CASSAGNAU (P.), JUBERTHIE (C.) et RAYNAL, 1968. — Structures nerveuses, neurosécrétion et organes endocrines chez les Collemboles (III). Le complexe rétro-cérébral des Symphypléones. (*Sous presse*).
- CAZAL (P.), 1948. — Les glandes endocrines rétro-cérébrales des Insectes (Étude morphologique). *Bull. biol. Fr. Belg.*, suppl. **32**, pp. 1-227.
- CHALAYE (D.), 1965. — Recherches histochimiques et histophysiologiques sur la neurosécrétion dans la chaîne nerveuse ventrale du Criquet migrateur, *Locusta migratoria*. *C. R. Acad. Sc.*, **260**, pp. 7010-7013.
- CHAMPY (Ch.), 1913. — Recherches sur la spermatogenèse des Batraciens et les éléments accessoires du testicule. *Arch. Zool. exp. gén.*, **52**, pp. 13-304, XIII pl.
- CHARNIAUX-COTTON (H.), 1954. — Découverte chez un Crustacé Amphipode (*Orchestia gammarella*) d'une glande endocrine responsable de la différenciation des caractères sexuels primaires et secondaires mâles. *C. R. Acad. Sc.*, **239**, pp. 780-782.
- CHARNIAUX-COTTON (H.), 1958. — Contrôle hormonal de la différenciation du sexe et de la reproduction chez les Crustacés supérieurs. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **83**, pp. 314-336.

- CHAUDONNERET (J.), 1946. — Sur la présence d'une glande neurendocrine dans la maxille de *Thermobia domestica*. *C. R. Acad. Sc.*, **223**, p. 292.
- CHAUDONNERET (J.), 1949. — A propos du corps jugal des Thysanoures. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **74**, pp. 164-167.
- CONDÉ (B.), 1954 a. — Campodéidés de Madagascar et de l'île de la Réunion. *Mém. Inst. sci. Madagascar*, **4**, pp. 617-637.
- CONDÉ (B.), 1954 b. — *Campodeidae*, in H. FRANZ : die Nordost-Alpen im Spiegel ihrer Landtierwelt, pp. 644-649, WAGNER, Innsbruck.
- CONDÉ (B.), 1956. — Matériaux pour une monographie des Diploures Campodéidés. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, A. Zoologie, **12**, pp. 1-202.
- CONDÉ (B.), 1957. — Présence à Madagascar du genre *Campodella* Silvestri (*Diplura Campodeidae*). *Le Naturaliste Malgache*, **8**, pp. 183-185.
- CONDÉ (B.), 1958. — Campodéidés de l'île Maurice. *The Mauritius Inst. Bull.*, **5**, pp. 103-107.
- CONDÉ (B.) et GEERAERT (P.), 1962. — Campodéidés endogés du centre des États-Unis. *Arch. Zool. exp., gén.*, **101**, pp. 73-160.
- DAVEY (K. G.), 1960. — The evolution of spermatophores in Insects. *Proc. R. ent. Soc. Lond.*, **35**, pp. 107-113.
- DAY (M. F.), 1940. — Neurosecretory cells in the ganglia of Lepidoptera. *Nature*, **145**, p. 264.
- DE BESSÉ (N.), 1965. — Recherches histophysiologiques sur la neurosécrétion dans la chaîne nerveuse ventrale d'une Blatte, *Leucophaea maderae* (F.). *C. R. Acad. Sc.*, **260**, pp. 7014-7017.
- DENTS (J. R.), 1930. — Sur la faune française des Aptérygotes. XI^e note. Diplures avec tableau de détermination des espèces françaises. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **55**, pp. 19-41.
- DENTS (J. R.), 1949. — Ordre des Diploures. In P. P. GRASSÉ : *Traité de Zoologie*, **9**, pp. 160-185, Masson, Paris.
- DUPONT-RAABE (M.), 1954. — Répartition des activités chromatiques dans le ganglion sous-œsophagien des Phasmides : mise en évidence d'une région sécrétoire dans la partie deuto- et tritocérébrale. *C. R. Acad. Sc.*, **238**, pp. 950-951.
- DUPONT-RAABE (M.), 1956. — Mise en évidence, chez les Phasmides d'une troisième paire de *nervi corporis cardiaci*, voie possible de cheminement de la substance chromactive tritocérébrale vers les *corpora cardiaca*. *Ibid.*, **243**, pp. 1240-1243.
- FRANÇOIS (J.), 1965. — Sur la présence de glandes neurendocrines rétro-cérébrales chez les Protoures (Insectes Aptérygotes). *C. R. Acad. Sc.*, **260**, pp. 2307-2309.
- GABE (M.), 1953 a. — Données histologiques sur les glandes endocrines céphaliques de quelques Thysanoures. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **78**, pp. 177-193.
- GABE (M.), 1953 b. — Quelques applications de la coloration par la fuchsine paraldéhyde. *Bull. Micro. appli. Paris*, **3**, pp. 153-162.
- GABE (M.), 1954. — La neurosécrétion chez les Invertébrés. *Ann. biol.*, **30**, pp. 5-62.
- GEORGES (M.), 1963. — Studies on Campodea (Diplura) : the anatomy of the glands and sense-organs of the head. *Q. J. micro. Sci.*, **104**, pp. 1-21.
- GOMORI (G.), 1941. — Observations with differential stains on human islets of Langerhans. *Amer. J. Path.*, **17**, pp. 395-406.
- GRASSI (B.), 1888. — I progenitori dei Miriapodi e degli Insetti. Mem. VII. *Atti Acc. Rom.*, **4**, pp. 543-606.
- HALE (W. G.), 1965. — Observations on the breeding biology of *Collembola*. *Pedob.*, **5**, pp. 146-152, 161-177.
- HALKKA (R.), 1958. — Life history of *Schizophyllum sabulosum* (L.) (*Diplopoda Iulidae*). *Ann. zool. Soc. Vanamo*, **19**, pp. 1-72.
- HANSTRÖM (B.), 1940. — Inkretorische Organe, Sinnesorgane und Nervensystem des Kopfes einiger niederer Insektenordnungen. *Kungl. Svenska. Ventenskap-sakad. Hdl.*, **18**, pp. 1-265.

- HERLANT (M.), 1958. — L'hypophyse et le système hypothalamo-hypophysaire du Pangolin (*Manis tricuspis* Ral. et *Manis tetradactyla* L.). *Arch. Anat. micr. Morph. exp.*, **47**, 1, pp. 1-23.
- HERLANT-MEEUWIS (H.), 1964. — Morphologie des systèmes neurosécréteurs chez les Invertébrés. *Excerpta Medica Intern. Congr.*, **83**, pp. 556-562.
- HOLMES (W.), 1947. — In Dyke, Recent Advances in Clinical Pathology. The Blackiston CO., Philadelphia, pp. 402-417.
- HOLMGREN (N.), 1916. — Zur vergleichenden Anatomie des Gehirns bei Polychäten, Onychophoren, Xiphosuren, Arachniden, Crustaceen Myriapoden und Insekten. *Kungl. Svenska. Vetenskapsakad. Hdl.*, **56**, 1, pp. 1-103.
- JEUNIAUX (C.), 1963. — Chitine et chitinolyse, un chapitre de la biologie moléculaire. Masson, Paris, 181 p.
- JOLY (L.), 1960. — Fonctions des *corpora allata* chez *Locusta migratoria* (L.). *Thèse Sc. nat.* Dernières nouvelles de Strasbourg impr. 103 p.
- JOLY (L.), 1965. — Fonctionnement des *corpora allata* chez l'imago de *Locusta migratoria*. *C. R. Acad. Sc.*, **260**, pp. 7006-7009.
- JUBERTHIE-JUPEAU (L.), 1956. — Existence de spermatophores chez les Symphyles. *C. R. Acad. Sc.*, **243**, pp. 1164-1166.
- JUBERTHIE-JUPEAU (L.), 1959. — Données sur les phénomènes externes de l'émission des spermatophores chez les Symphyles (Myriapodes). *Ibid.*, **248**, pp. 469-472.
- JUBERTHIE-JUPEAU (L.), 1960. — Cycle d'émission des spermatophores et évolution des testicules et des vésicules séminales au cours de l'intermue chez *Scutigerebella pagesi* Jupeau (Symphyles). *Ibid.*, **250**, pp. 2285-2287.
- JUBERTHIE-JUPEAU (L.), 1963. — Recherches sur la reproduction et la mue chez les Symphyles. *Arch. Zool. exp. gén.*, **102**, pp. 1-172.
- LOMEN (F.), 1914. — Der Hoden von *Culex pipiens* L. (Spermatogenese, Hodenwandungen und Degeneration). *Jen. Zeit. Nat.*, **52**, pp. 567-628.
- MARTEN (W.), 1939. — Zur Kenntnis von *Campodea*. *Zeitschr. Morphol. u. Oekol.*, **36**, pp. 40-88.
- MAYER (H.), 1956. — Vergleichende Untersuchungen zur Fortpflanzungsbiologie symphypleoner Collembolen. (Springschwänze, Kugelspringer). *Naturwiss.*, **43**, pp. 137-138.
- MAYER (H.), 1957. — Zur biologie und Ethologie einheimischer Collembolen. *Zool. Jahrb. Syst.*, **85**, pp. 501-672.
- MEINERT (F.), 1865. — *Campodeae* : en Familie af Thysanurernes Orden. *Nat. Tidsk.*, **3**, pp. 400-440.
- NAISSE (J.), 1963. — Détermination sexuelle chez *Lampyris noctiluca* (Insecte Coléoptère Malacoderme). *C. R. Acad. Sc.*, **256**, pp. 799-800.
- NAISSE (J.), 1965. — Contrôle endocrinien de la différenciation sexuelle chez les Insectes. *Arch. Anat. micr.*, **54**, pp. 417-428.
- NASSONOV (N.), 1887. — Sur la morphologie des Insectes inférieurs : *Lepisma, Campodea, Lipura, Thysanura* (En russe). *Trav. Soc. Nat. Moscou*, **85** p.
- NAYAR (K. K.), 1955. — Studies on the neurosecretory system of *Iphita limbata* Stal. I. Distribution and structure of the neurosecretory cells of the nerve ring. *Biol. Bull.*, **108**, pp. 296-307.
- ORELLI (M.), 1956. — Untersuchungen zur postembryonalen Entwicklung von *Campodea* (Insecta, Apterygota). *Verh. Natur. Ges. Basel*, **67**, pp. 501-574.
- PACLT (J.), 1957. — Diplura in P. Wytzman. *Genera Insectorum* fasc. 212 E, 123 p., Crainhem.
- PACLT (J.), 1961. — *Campodeidae* des Senkenberg-Museums (Ins., Diplura). *Senk. biol.*, **42**, pp. 455-458.
- PAULY (F.), 1952. — Die « Copula » der Oribatiden (Moosmilben). *Naturwiss.*, **24**, pp. 572-573.

- PAULY (F.), 1956. — Zur Biologie einiger Belbiden (Oribatei, Moosmilben) und zur Funktion ihrer pseudostigmatischen Organe. *Zool. Jahrb. Syst.*, **84**, pp. 275-328.
- POGGENDORF (D.), 1956. — Über rhythmische sexuelle Aktivität und ihre Beziehungen zu Häutung und Haarbildung bei arthropleonen Collembolen (Springschwänze). *Naturwiss.*, **43**, p. 45.
- RAABE (M.), 1959. — Neurohormones chez les Insectes. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **84**, pp. 272-316.
- RAABE (M.), 1965 a. — Recherches sur la neurosécrétion dans la chaîne nerveuse ventrale du Phasme, *Clitumnus extradentatus* : les éléments neurosécréteurs. *C. R. Acad. Sc.*, **260**, pp. 6710-6713.
- RAABE (M.), 1965 b. — Étude des phénomènes de neurosécrétion au niveau de la chaîne nerveuse ventrale des Phasmides. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **90**, pp. 631-654.
- RAABE (M.), 1966 a. — Recherches sur la neurosécrétion dans la chaîne nerveuse ventrale du Phasme, *Clitumnus extradentatus* : variations d'activité des différents éléments neurosécréteurs. *C. R. Acad. Sc.*, **262**, pp. 303-306.
- RAABE (M.), 1966 b. — Recherches sur la neurosécrétion dans la chaîne nerveuse ventrale du Phasme, *Carausius morosus* : liaison entre l'activité des cellules B₁ et la pigmentation. *Ibid.*, **263**, pp. 408-411.
- SAHLI (F.), 1961. — La succession des différentes formes mâles au cours de la périodomorphose chez le Diplopode *Tachypodoiulus albipes* C.L. Koch. *C. R. Acad. Sc.*, **253**, pp. 3094-3095.
- SAHLI (F.), 1966. — Contribution à l'étude de la périodomorphose et du système neurosécréteur des Diplopodes Iulides. Bernigaud et Privat, Imp., Dijon, 226 p.
- SAHLI (F.), 1967 a. — Sur la fréquence des ♂ intercalaires du Diplopode *Tachypodoiulus albipes* (C.L. Koch). *C. R. Acad. Sc.*, **264**, pp. 618-620.
- SAHLI (F.), 1967 b. — Observations sur la biologie et la périodomorphose chez le Diplopode *Schizophyllum sabulosum* (L.) en Allemagne. *Sous presse. In Bull. sci. Bourgogne.*
- SCHALLER (F.), 1952 a. — Die « Copula » der Collembolen (Springschwänze). *Naturwiss.*, **39**, p. 48.
- SCHALLER (F.), 1952 b. — Das Fortpflanzungsverhalten apterygoter Insekten (Collembolen und Machiliden). *Verandl. Zool., Ges. Freiburg.*, **19**, pp. 184-189.
- SCHALLER (F.), 1954 a. — Indirekte Spermatophorenübertragung bei *Campodea* (Apterygota, Diplura). *Naturwiss.*, **41**, pp. 406-407.
- SCHALLER (F.), 1954 b. — Die indirekte Spermatophorenübertragung und ihre Probleme. *Forsch. Fortschr.*, **28**, pp. 321-326.
- SCHARRER (B.), 1952. — Neurosecretion, XI. The effects of nerve section on the intercerebralis - cardiacum - allatum system of the Insect *Leucophea maderae*. *Biol. Bull.*, **102**, pp. 261-272.
- SCHLIWA (W.), 1965. — Vergleichend anatomisch-histologische Untersuchungen über die Spermatophorenbildung bei Collembolen (mit Berücksichtigung der Dipluren und Oribatiden). *Zool. Jahrb. Syst.*, **82**, pp. 445-520.
- SILVESTRI (F.), 1931. — Nuovi *Campodeidae* (Insecta, Thysanura) della regione australiana. *Boll. Lab. Zool. Portici*, **25**, pp. 275-285.
- TABERLY (G.), 1957. — Observations sur les spermatophores et leur transfert chez les Oribates (Acariens). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **82**, pp. 139-145.
- TUZET (O.) et MANIER (J.F.), 1951. — La spermiogenèse du *Lithobius calcaratus* C. Koch (Myriapodes Chilopodes). *C. R. Acad. Sc.*, **232**, pp. 882-884.
- TUZET (O.) et MANIER (J.F.), 1953. — Les spermatozoïdes de quelques Myriapodes Chilopodes et leur transformation dans le réceptacle séminal de la femelle. *Ann. Sc. nat., Zool.*, **15**, pp. 221-230.
- TUZET (O.) et MANIER (J.F.), 1956. — Contribution à l'étude de la spermatogenèse des Aptérygotes Entotrophes : *Orchesella villosa* L., *Entomobrya* du groupe

- nivalis* L., *Entomobrya* du groupe *nigrocineta* Denis, *Sminthurus viridis* L. Lubb. (Collembola) et *Campodea monspessulana* Condé (1953) (Diploures). *Ibid.*, **18**, pp. 15-32.
- TUZET (O.) et MANIER (J. F.), 1957. — La spermatogenèse de *Polyxenus lucidus* Chalande et de *Polyxenus lagurus* Latr. *Ibid.*, **19**, pp. 1-14.
- UZEL (H.), 1898. — Studien über die Entwicklung der Apterygoten Insecten. Königgrätz, pp. 1-58.
- VERHOEFF (K. W.), 1893. — Über ein neues Stadium in der Entwicklung von Iuliden-Männchen. *Zool. Anz.*, **16**, pp. 20-26.
- VERHOEFF (K. W.), 1897. — Diplopoden Rheinpreussens und Beiträge zur Biologie und vergleichenden Faunistik europäischen Diplopoden. Vorläufer zu einer rheinischen Diplopodenfauna. *Verh. naturhist. Ver. Preuss. Rheinl., Westfal., u. Regierungsbez. Osnabrück*, 1896, **53**, pp. 186-280.
- VERHOEFF (K. W.), 1900. — Ueber Doppelmännchen bei Diplopoden. *Zool. Anz.*, **23**, pp. 29-31 et 33-46.
- VERHOEFF (K. W.), 1923. — Periodomorphose. *Ibid.*, **56**, pp. 233-238 et 241-254.
- VERHOEFF (K. W.), 1928. — *Diplopoda*. In Bronn's Kl. u. Ord. Tier-Reichs, Leipzig, 5, (II, 1), 1-1072.
- VERHOEFF (K. W.), 1933. — Wachstum und Lebensverlängerung bei Blaniuliden und über die Periodomorphose. *Z. Morphol. Oekol. Tiere*, **27**, pp. 732-748.
- WATSON (J. A. L.), 1963. — The cephalic endocrine system in the Thysanura. *J. of Morph.*, **113**, pp. 359-374.
- WESTWOOD (J. O.), 1842. — Description of a new Genus of Apterous Hexapod Insects found near London. *Trans. ent. Soc. London*, **3**, pp. 231-234.
- ZUBER-VOGELI (M.) et XAVIER (F.), 1965. — La spermatogenèse de *Nectophrynoides occidentalis* au cours du cycle annuel. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **90**, pp. 261-267.

